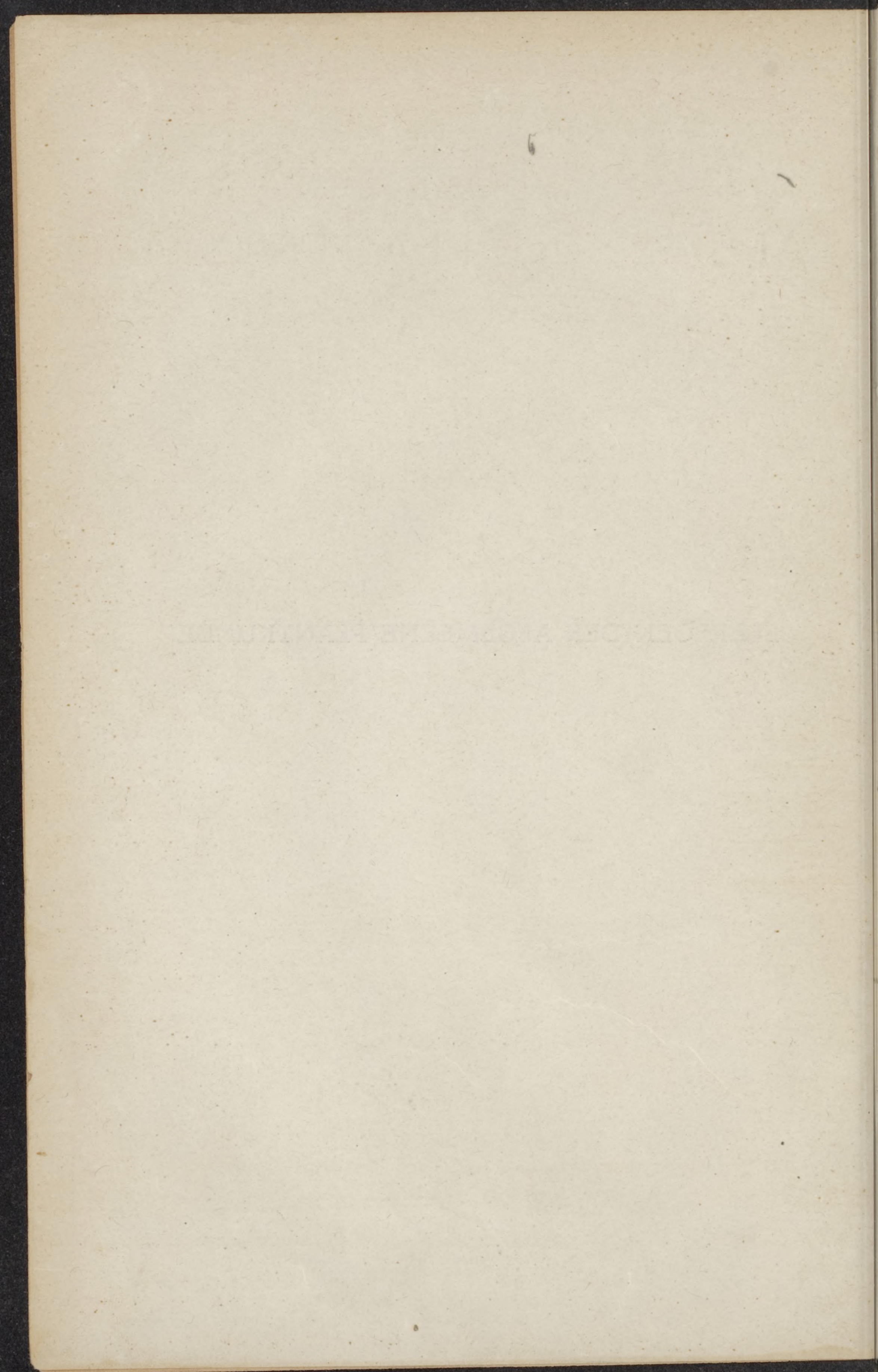
Dr. F. A. F. C. WENT

LEERBOEK DER ALGEMEENE PLANTKUNDE


KONINKLIJK INSTITUUT VD TROPEN-BIBLIOTHEEK
14 0000 0124 3736

LEERBOEK DER ALGEMEENE PLANTKUNDE.



LEERBOEK DER ALGEMEENE PLANTKUNDE

DOOR

DR. F. A. F. C. WENT
Hoogleeraar aan de Rijksuniversiteit te Utrecht

MET 253 AFBEELDINGEN



BIJ J. B. WOLTERS' U.-M. — GRONINGEN, DEN HAAG, 1923

VOORBERICHT.

Toen de firma J. B. Wolters mij vroeg een leerboek der Algemeene Plantkunde te willen schrijven, heb ik die vraag na eenige aarzeling bevestigend beantwoord. Bevestigend, omdat het mij toescheen, dat er behoefte is aan een leerboek in de Nederlandsche taal, nu de bestaande leerboeken verouderd zijn of te elementair van inhoud. Wel bestaan er verschillende voortreffelijke leerboeken in vreemde talen, maar juist die vreemde talen zijn een bezwaar, daar zij het gebruik van vreemde termen in de hand werken. Bovendien zijn er sommige zaken, die in een Nederlandsch leerboek meer op den voorgrond behooren te komen, zooals de bespreking van tal van bizonderheden van de planten van Nederlandsch-Indië, Suriname en Curaçao. Daar komt bij, dat iedereen, die een wetenschap een tijdlang gedoceerd heeft, in zijn onderwijs in sommige opzichten gaat afwijken, van hetgeen als algemeen geldend wordt aangenomen. Zoo is het ook mij gegaan en dientengevolge bestaat er geen volledige overeenstemming tusschen mijn onderwijs en hetgeen in de bekendste leerboeken te vinden is.

Toch heb ik, zooals ik reeds opmerkte, geaarzeld om de taak op mij te nemen, omdat ik mij te wel bewust was van de moeilijkheden, daaraan verbonden. Immers, behalve de enkele onderdeelen der plantkunde, waarin men zich min of meer thuis gevoelt, moet men veel zaken behandelen, die men niet voldoende kent en waar men dus niet veel anders kan doen dan compileeren, zoodat men dientengevolge onzeker is, wanneer het geldt, een keuze te doen tusschen tegenstrijdige meeningen. Intusschen, ik heb ten slotte mijn schroom overwonnen en ik hoop, dat het boek, zooals het thans geworden is, van eenig nut zal kunnen zijn bij de studie der plantkunde in Nederland.

Het is bestemd voor personen, die op physisch-chemisch gebied zooveel kennis bezitten, als verwacht kan worden van degenen, die met gunstig gevolg het eind-examen van een H. B. S. met 5-jarigen cursus of van het Gymnasium-B hebben afgelegd. Van

de plantkunde is weinig voorkennis verondersteld. De inhoud van het boek omvat de algemeene botanie in een omvang, zooals men die ongeveer rekent te behooren tot de propaedeutische plantkunde, dus de hoofdzaken, van hetgeen door mij op het algemeene college in twee jaren behandeld wordt. De begrenzing ten opzichte van de plantensystematiek was niet altijd gemakkelijk; uit den aard der zaak is deze grens niet scherp te trekken. Het is een leerboek, geen handboek, zoodat dan ook geen literatuur geciteerd wordt; wel wordt verwezen naar uitvoeriger werken, waarin men die literatuur vindt aangehaald.

De bedoeling is, dat het boek in de eerste plaats gebruikt zal worden door studenten in de biologie bij hun aanvangsstudie; maar tevens zal het van dienst kunnen zijn aan studenten in andere vakken aan onze Universiteiten en Hoogescholen, die de plantkunde als hulpwetenschap noodig hebben. In sommige opzichten zullen dezen er iets te veel in vinden, maar het zal hun niet moeilijk vallen, er het belangrijkste uit op te diepen. De belangen van die andere studenten zijn ook dikwijls aanleiding geweest, dat sommige onderdeelen iets uitvoeriger behandeld werden dan anders het geval ware geweest, of dat bepaalde voorbeelden meer werden uitgewerkt. Zoo is b.v. met het oog op de studenten in de medicijnen telkens gewezen op de eigenschappen van bacteriën; voor de studenten in de chemie is de turgor iets uitvoeriger behandeld; de belangen van de geografen zijn aanleiding geweest, dat nu en dan iets over de oekologie is gezegd, enz.

Ik heb gemeend, dat er aanleiding was, om in een Nederlandsch leerboek hier en daar de aandacht te vestigen op het aandeel, dat Nederlanders gehad hebben in het bijeenbrengen van onze tegenwoordige kennis.

Dat de plantkunde als exacte wetenschap behandeld is, zooveel mogelijk ontdaan van overtollige hypothesen, dat ik in het algemeen mijn eigen opvatting ten opzichte van sommige principieele vragen op den voorgrond gebracht heb, zal niemand verbazen. Deze opvatting wordt door een aantal onderzoekers niet gedeeld, maar dit persoonlijke element mag in een leerboek m.i. niet ontbreken. Zoo zal ook menigeen wellicht niet voldaan zijn over den omvang der verschillende §§ of afdeelingen. Toch heb ik opzettelijk dien omvang somtijds wat beperkt, zooals bij de morphologie, die in de propaedeutische plantkunde naar mijn meening geen te groote plaats mag innemen; in andere gevallen ben ik met opzet uitvoeriger geweest.

Groote moeilijkheid leverden de erfelijkheidsverschijnselen. Hoewel de genetica zich meer en meer tot een zelfstandige wetenschap ontwikkelt en het voor den gewonen botanicus, evenals voor den zoöloog, ondoenlijk is, voldoende op de hoogte te blijven van den vooruitgang van deze nieuwe wetenschap, kan men aan den anderen kant de voortplanting onmogelijk behandelen, zonder ten minste in het kort op de erfelijkheidsverschijnselen te wijzen. Ik heb er hier zooveel van gegeven, als ik op mijn gewone college over algemeene plantkunde behandel.

Ik heb een aantal nieuwe afbeeldingen gegeven; de heer A. DE BOUTER heeft mij daarbij voortreffelijk geholpen, door de wijze, waarop hij de teekeningen en foto's heeft vervaardigd. Niet minder dank ben ik verschuldigd aan mijn assistenten, zeer in het bizonder aan Dr. V. J. KONINGSBERGER, die de vervaardiging der teekeningen heeft gedirigeerd, ook een aantal preparaten daarvoor zelf heeft gemaakt. Ik behoef mijn collega NIERSTRASZ wel nauwelijks te verzekeren, op hoe hoogen prijs ik het stel, dat hij mij heeft willen helpen bij de correctie der drukproeven.

Utrecht, November 1922. F. A. F. C. WENT.

INHOUD.

INLEIDING.

De *plantkunde* of *botanie* vormt een onderdeel van de *biologie,* de leer van de levende wezens, die ook wel eens met den naam *natuurlijke historie* bestempeld wordt, hoewel men daaronder meestal ook de kennis van gesteenten en mineralen rekent. In het woord natuurlijke historie ligt min of meer stilzwijgend opgesloten, dat deze wetenschap zich beperkt tot het *beschrijven* van de natuurvoorwerpen, zoodat ook wel eens van de *beschrijvende natuurwetenschappen* gesproken wordt, waaronder men dan verstaat de wetenschappen van het leven. Bij deze benaming wordt voorbijgezien, dat ook physica en chemie in laatste instantie niets anders doen dan beschrijven van waargenomen verschijnselen, zij het ook, dat men deze meestal doet plaats hebben onder zelf gekozen omstandigheden. Dat doen echter de biologische wetenschappen tegenwoordig ook; op elk gebied daarvan wordt overgegaan tot proefondervindelijk onderzoek, al kan toegegeven worden, dat de overstelpende hoeveelheid levende organismen het noodig maakt, veel meer te beschrijven, wat toevallig in de natuur wordt waargenomen.

Het ideaal, waarnaar de biologische wetenschappen streven, is een verklaring te vinden der levensverschijnselen. De beoefenaren weten zeer goed, dat zij dit ideaal nooit zullen bereiken, maar zij trachten het stapje voor stapje te benaderen. Daarbij kan op het oogenblik wel gezegd worden, dat de kloof tusschen de levende wezens en de levenlooze stof onoverbrugbaar is en wel in twee opzichten.

Ten eerste ontstaan de ons bekende levende wezens nooit uit levenlooze stof, maar altijd uit reeds aanwezige dieren of planten. Vroeger dacht men hier anders over; nog in de 16de eeuw liet men vliegen uit rottend vleesch ontstaan en nadat nauwkeuriger

waarneming geleerd had, dat men zich hier vergist had, werd de mogelijkheid van de *generatio spontanea* of *aequivoca*, de *abiogenesis*, alleen nog maar volgehouden voor de allerkleinste bekende organismen, het laatst voor de bacteriën. Deze strijd, die meer dan een eeuw geduurd heeft, is ten slotte geëindigd met een volledige overwinning van diegenen, die volhielden, dat ook deze kleine wezens slechts dan ontstaan, wanneer reeds kiemen er van aanwezig zijn, dat generatio spontanea bij de ons bekende organismen niet mogelijk is. Het pleit werd beslecht, dank zij de schitterende onderzoekingen van Louis Pasteur (1857). Of in vroegere aardperioden generatio spontanea wel mogelijk is geweest, of misschien ook thans wezens op die manier ontstaan, die ons nog onbekend zijn, weet niemand; wat daarover geschreven wordt, is zuivere fantasie.

Nog in een tweede opzicht is de kloof tusschen levende wezens en levenlooze substantie onoverbrugbaar, namelijk in zooverre, als de levende wezens eigenaardigheden vertoonen, die bij de levenlooze stof volmaakt onbekend zijn. Als zoodanig kan in het bizonder genoemd worden het vermogen tot voortplanting, tot groei en tot voeding.

Bij de *voortplanting* ziet men, dat deelen van een levend wezen los raken, en dan, al of niet na vereeniging met soortgelijke deelen, een nieuw bestaan beginnen, waarbij zij gewoonlijk verschillende veranderingen ondergaan, zich ontwikkelen en daarbij in grootte toenemen, totdat zij de grootte en den vorm van het vroegere individu bereikt hebben. Tijdens deze groeiverschijnselen worden stoffen van buiten opgenomen, die daarna veranderingen ondergaan, waardoor zij tot meer samengestelde verbindingen worden, die in samenstelling overeenkomen met de stoffen, waaruit het lichaam van het levende wezen reeds bestaat. Dit verschijnsel wordt *voeding* of beter *assimilatie* genoemd; daartegenover staat het afbreken van de genoemde stoffen, die tot eenvoudiger verbindingen worden, de *dissimilatie* of *ademhaling*, het laatste woord in zeer algemeenen zin opgevat.

De moderne biologische wetenschap gaat bij haar onderzoek uit van de veronderstelling, dat al deze levensverschijnselen een gevolg zijn van de buitengewone samengesteldheid van de levende stof, maar dat overigens in de levende wezens dezelfde krachten werkzaam zijn als in de levenlooze natuur. Er zijn

echter natuuronderzoekers, die zich met deze opvattingen niet kunnen vereenigen; deze zijn van meening, dat er in de levende wezens krachten werkzaam zijn, die in de levenlooze substantie niet worden aangetroffen, die in het algemeen worden samengevat met het algemeene woord *levenskracht*. Vooral in den aanvang van de 19de eeuw was deze meening algemeen verspreid en zoo veronderstelde men ook, dat de stoffen, die in de levende wezens worden aangetroffen en die men daarom met den naam *organische stoffen* bestempelde, alleen zouden kunnen ontstaan onder den invloed van die min of meer mystische levenskracht. Toen WÖHLER in 1828 het ureum synthetisch bereidde, was de eerste bres geschoten in deze voorstelling en het behoeft nauwelijks gezegd te worden, dat de reusachtige ontwikkeling van de organische chemie meer en meer doet zien, dat voor het ontstaan van organische verbindingen het aannemen van een levenskracht niet noodig is. In den laatsten tijd zijn er echter weer een aantal natuuronderzoekers, die terugkeeren tot de hypothese van afzonderlijke krachten, die in de levende natuur werkzaam zouden zijn. De voorstellingen van deze zoogenaamde *neo-vitalisten* zijn minder ruw dan die van hunne voorgangers, maar toch zijn ook de door hen ingevoerde termen — *entelechie*, *dominanten*, of hoe zij heeten mogen — niet in staat ons eenigszins nader te brengen tot de verklaring der levensverschijnselen. Zij werken integendeel het onderzoek tegen, omdat zij aanleiding kunnen zijn, dat met een schijnverklaring genoegen wordt genomen, dat men berust in het onverklaarde, omdat men meent, dat dit onverklaarbaar is.

Is de grens tusschen de levende wezens en de levenlooze stof dus uiterst scherp aan te geven en daarmee eveneens de begrenzing van de biologische wetenschappen zeer gemakkelijk te maken, heel anders is het gesteld, wanneer men *zoölogie* en *botanie* van elkaar wil scheiden. Niet alleen omdat de levende substantie bij alle planten en dieren zoo veel punten van overeenkomst vertoont, maar ook, omdat het dikwijls zoo moeilijk is, uit te maken, of een bepaald organisme plant of dier is. Natuurlijk zal niemand zich vergissen, wanneer het geldt een hoogere plant van een dier te onderscheiden, maar dit wordt anders bij de lagere vormen. Weliswaar zal vermeerdering van onze kennis

ook daar dikwijls aanleiding zijn, dat men organismen ten slotte op hun juiste plaats weet te brengen, zooals dit vroeger b.v. geschied is met de koralen, die men eerst voor planten had aangezien, maar toch krijgt men den indruk, dat er altijd een zeker aantal grensgevallen zullen overblijven, waarvan de plaats in het systeem moeilijk is aan te geven. Zoo gaat het o.a. op het oogenblik met een groep organismen, die door den botanicus *slijmzwammen*, *Myxomycetes*, door den zoöloog *slijmdieren*, *Mycetozoa* genoemd worden. Het is zeker wel een kunstmatige scheidsmuur, dien men tusschen planten- en dierenrijk heeft trachten op te richten; het eenige, wat men in zulke twijfelachtige gevallen kan doen, is na te gaan, met welke groep van levende wezens de onderhavige groep het meest verwant is te achten. Het denkbeeld, om naast het dieren- en plantenrijk een rijk der *Protisten* aan te nemen, verschuift de moeilijkheid en schept daartegenover twee grenzen, die nu op hun beurt weer niet scherp te trekken zijn.

Zooeven werd gebruik gemaakt van het begrip *verwantschap*. Dit dringt zich aan den waarnemer op, wanneer hij een groot aantal levende wezens met elkaar vergelijkt. Hij zal dan vinden, dat sommige veel punten van overeenkomst vertoonen en zal dit uitdrukken door te zeggen, dat zij verwant met elkaar zijn. Op die wijze alle vormen van levende wezens rangschikkende, zal hij kunnen komen tot een *natuurlijk stelsel*, dat zoodanig is ingericht, dat planten of dieren, die veel punten van overeenkomst vertoonen, dicht bij elkaar geplaatst worden. Zoo komt men voor het plantenrijk tot een indeeling in groote *Afdeelingen*, deze deelt men weer in *Klassen*, die op hunne beurt in *Orden* worden onderverdeeld. Elke orde omvat één of meer *Families*, welke verder verdeeld worden in *Geslachten* en deze weer in *Soorten*. Het is bekend, dat men gewoon is op het voorbeeld van Linnaeus iedere soort met een dubbelen Latijnschen naam aan te duiden, waarvan de eerste het geslacht, de tweede de soort aangeeft. Zoo is de naam van de haver *Avena sativa* L., d.w.z. deze plant behoort tot het geslacht *Avena* en is hierin de soort *sativa*, welke naam blijkens de L. achter *sativa* door Linnaeus het eerst is opgesteld. Of deze soorten de kleinste systematische eenheden zijn? Deze vraag zal ontkennend beant-

woord moeten worden; het is toch gebleken, dat in zulk een *Linnaeaansche soort* dikwijls weer een groot aantal constante vormen te onderscheiden zijn, die men met den naam van *elementaire soorten* of *Jordansche soorten* bestempelt. Deze zijn bij uitzaaiïng volkomen contant; in sommige geslachten is het aantal van die elementaire soorten zoo groot, dat het bijna niet mogelijk is ze tot Linnaeaansche soorten te vereenigen, zooals bij de geslachten *Rubus* (braam), *Rosa* (roos) en *Hieracium* (havikskruid).

In het hoofdstuk, dat over de voortplanting handelt, zal op deze elementaire soorten worden teruggekomen. Thans was het alleen de bedoeling te wijzen op het bestaan van het verschijnsel der natuurlijke verwantschap, om de vraag te stellen, hoe men deze verklaart. Er is tot nu toe slechts een enkele verklaring gegeven van het natuurlijke stelsel, dat is de *afstammingsleer*. De afstammingsleer als wetenschappelijke theorie is een eeuw oud; zij dagteekent van af het verschijnen van de *Philosophie zoologique* van DE LAMARCK in 1809. Algemeen ingang vond die leer echter pas 50 jaar later, nadat CH. DARWIN zijn *Origin of Species* het licht had doen zien. De zeer groote meerderheid der natuuronderzoekers accepteert de afstammingsleer als de wetenschappelijke verklaring van het natuurlijke stelsel van planten en dieren. Men stelt zich dan voor, dat de tegenwoordig levende wezens afstammen van andere, die vroeger geleefd hebben, waaruit zij door langzame of snellere wijzigingen zijn ontstaan; systematische verwantschap zou dus uitdrukking zijn van stamverwantschap en het natuurlijke stelsel zou, wanneer men ook alle uitgestorven dieren en planten kende, den vorm moeten hebben van een stamboom. Voor deze verklaring is het onverschillig, hoe men zich denkt, dat nieuwe soorten uit de vroegere ontstaan; daaromtrent zal in het hoofdstuk over voortplanting nog het noodige gezegd worden. In elk geval kan er hier op gewezen worden, dat van de nieuwe soorten slechts die levensvatbaar zullen zijn, die geen voor de soort schadelijke eigenschappen bezitten, zoodat op deze wijze verklaard wordt, hoe het komt, dat de meeste soorten zoo goed geadapteerd zijn aan hun omgeving. DARWIN spreekt hier van een *strijd om het bestaan* en vergelijkt het *overblijven der meest geschikten* met de *kunstmatige teeltkeus* door kweekers uitgeoefend, in verband waarmee door hem het woord *natuurkeus* wordt gebezigd.

De plantkunde kan op twee geheel verschillende wijzen beoefend worden. Men kan vooreerst trachten algemeene verschijnselen op te sporen, die aan alle of althans aan vele planten eigen zijn; dit onderdeel der plantkunde wordt met den naam *algemeene plantkunde* aangeduid. Wanneer hare beoefenaren zich met een enkele plant bezig houden, doen zij dit toch steeds met de bedoeling de algemeene wetten van het plantenleven op te sporen, waarbij zij zich dan toevallig van een bepaalde plant voor hun onderzoek bedienen. Daartegenover kan men elke plant op zichzelf onderzoeken en beschrijven en deze daarna vergelijken met de verwante planten, ten einde zoo doende te komen tot een natuurlijk plantensysteem; wie dat doet is een beoefenaar der *bizondere plantkunde* of *plantensystematiek.* In dit werk zal het laatstgenoemde onderdeel der plantkundige wetenschap verder buiten beschouwing blijven. Een scherpe grens is tusschen de beide wijzen van beoefening dezer wetenschap niet te trekken; in laatste instantie loopen zij beide op hetzelfde doel uit: een verklaring van den vormenrijkdom der levende natuur, meer in het bizonder van de planten.

De algemeene plantkunde kan weer op twee verschillende wijzen beoefend worden: men kan meer in het bizonder zijn aandacht gevestigd houden op den vorm der plant, of wel vooral letten op haar levensverschijnselen. In het eerste geval houdt men zich bezig met de studie der *morphologie*, in het tweede met *physiologie.* Een scherpe scheiding tusschen deze vakken laat zich niet maken; de vorm wordt toch nooit alleen zuiver beschrijvend opgevat, terwijl zich geen levensverschijnsel laat denken, dat niet in zijn aard bepaald wordt door den vorm van het plantendeel, waaraan het wordt waargenomen.

Bij de behandeling van de leerstof zal hier weliswaar aan morphologie en physiologie een afzonderlijke behandeling ten deel vallen, maar in verband met hetgeen het laatst gezegd werd, zal meer dan eens bij de morphologie van levensverschijnselen sprake zijn, terwijl bij de physiologie herhaaldelijk op den samenhang tusschen vorm en functie gewezen zal moeten worden.

MORPHOLOGIE.

§ 1. Algemeene beschouwingen.

De *morphologie* is de wetenschappelijke beschouwing van den *vorm* der planten; vorm hier in den meest algemeenen zin opgevat, zoodat b.v. ook de mikroskopische struktuur daaronder gerekend wordt. In laatste instantie wordt daarbij naar het waarom van den vorm gevraagd, naar de oorzaken, die er toe geleid hebben, dat een plantendeel een zeer bepaalden vorm heeft gekregen. Om antwoord op die vraag te krijgen, is een experimenteel onderzoek noodig en op dit gebied is nog zeer weinig gedaan. De wetenschap, die zich met dergelijke onderzoekingen bezig houdt, de *experimenteele morphologie,* is nog pas in haar allereerste begin.

Veel langer heeft men de vormen der planten beschreven en daarbij vergelijkingen gemaakt met de vormen van verwante planten. Bij zulk een vergelijking is het dikwijls mogelijk, die vormen alle af te leiden van een bepaalden *grondvorm*, waaruit zij dan door *metamorphose* zouden zijn ontstaan.

Metamorphose, vormverandering, is somtijds iets reëels, dat men voor zijn oogen kan zien gebeuren. Zoo komen bij een tropische klimplant, *Quisqualis indica*, bladen voor, waarvan de bladsteel blijft zitten, nadat het verdere deel van het blad is afgevallen. Die bladsteel verhout dan, is min of meer gekromd en wordt zoo tot een klimdoorn, met behulp waarvan de plant klimmen kan. Deze verandering van bladsteel in doorn kan iedereen gemakkelijk waarnemen. Iets minder eenvoudig wordt de zaak, wanneer de verandering verschoven is naar vroegere ontwikkelingstoestanden. Nog moeilijker wordt het, wanneer ook in de ontwikkeling niets te zien is van zulk een metamorphose, wanneer men aan moet nemen, dat die verandering verschoven

is naar nog jongere toestanden. Men ziet dan, dat de *aanleg* van verschillende deelen volkomen gelijk is, dat slechts langzamerhand die aanleg zich begint te differentieeren, hetzij b.v. tot een rank of tot een blad of een doorn. Sommigen houden daarbij dien aanleg voor nog niet gedifferentieerd, anderen denken daar anders over. Van deelen, die men zoo tot eenzelfden *grondvorm* kan terugbrengen, zegt men, dat zij dezelfde *morphologische waarde* bezitten, of nog meer dat zij *homoloog* zijn.

De methoden, die men bezigt ter bepaling van die homologieën, zijn drie in getal. Vooreerst de *morphologische vergelijking,* waarbij men deelen van verwante planten met elkaar vergelijkt en zoo tracht te komen tot een reeks van vormen, die, naast elkaar gelegd, kunnen doen zien, hoe de eene vorm zich uit den anderen zou hebben kunnen ontwikkelen. De tweede methode, die men toepast, is het onderzoek van de *ontwikkelingsgeschiedenis,* dat b.v. doet zien, dat de aanleg van een meeldraad volkomen gelijk is aan dien van een blad. Ten derde kan men een onderzoek instellen naar de sterke afwijkingen van vorm, die wel eens bij deelen van het plantenlichaam voorkomen, naar de *monstrositeiten* (de leer daarvan heet *teratologie*); daarbij is groote voorzichtigheid geraden. Toch zijn hier wel conclusies geoorloofd, wanneer men b.v. ziet, dat bij een tulp in de plaats van een meeldraad een bloemblad zit, waaraan nog een halve helmknop bevestigd is. Somtijds worden zulke afwijkingen teweeggebracht door de aantasting door parasieten, zooals b.v. in de vrouwelijke bloemen van *Lychnis diurna*, een brandzwam (*Ustilago violacea*) aanleiding kan zijn, dat de meeldraden zich gaan ontwikkelen, zij het dan ook, dat de helmknopjes gevuld zijn met brandsporen in plaats van met stuifmeel.

Wanneer een plantendeel minder ontwikkeld is dan de grondvorm, waarvan het afgeleid kan worden, noemt men het *rudimentair;* zoo b.v. de blaadjes, die men in schubvorm aantreft op onderaardsche stengels of op ranken.

Een verklaring van al deze verschijnselen levert de afstammingsleer. Men moet dan aannemen, dat in die gevallen, waarin men de metamorphose niet onmiddellijk kan waarnemen, deze in vroegere generaties heeft plaats gehad en dat dus de grondvorm als *stamvorm* van alle gemetamorphoseerde deelen is te beschouwen. Is zulk een deel in den loop der eeuwen achteruit-

gegaan, dan heet het *gereduceerd*. In het gebruik van dit woord ligt dus steeds een hypothese opgesloten, wat niet het geval is, wanneer men spreekt van rudimentair.

Somtijds doorloopt een deel in zijn ontwikkeling toestanden, die aan de voorouders eigen moeten geweest zijn; daarop werd boven reeds in een andere omschrijving gewezen. Aanvaardt men de afstammingsleer, dan zegt men, dat in zulke gevallen de *ontogenie* (d.i. de ontwikkeling van het individu) een verkort beeld geeft van de *phylogenie* (d.i. de ontwikkeling in den loop der generaties). Deze zoogenaamde *biogenetische grondwet* is voor zeer weinige gevallen in het plantenrijk van toepassing gevonden. Als voorbeeld zij gewezen op de *Acacia's*, waar de bladschijf ontbreekt en alleen de bladsteel tot ontwikkeling komt, maar waar men bij het kiemplantje normale bladen met bladschijf aantreft, evenals bij andere soorten van hetzelfde geslacht.

Deelen, die dezelfde functie hebben, noemt men *analoog*. Analoge organen behoeven volstrekt niet homoloog te zijn; zoo zijn alle ranken analoog, maar sommige zijn gemetamorphoseerde spruiten, andere vervormde bladen; nog andere eindelijk zijn op te vatten als wortels. Hoewel nu dikwijls met verandering van vorm ook verandering van functie gepaard gaat, is het toch niet gezegd, dat dit steeds het geval is; zelfs kan men met vrij groote zekerheid zeggen, dat er deelen zijn, die geen functie bezitten. Zoo ontwikkelt zich de vrouwelijke cel van de paardebloem steeds zonder bevruchting. Toch brengt deze plant veel stuifmeel voort, dat geheel zonder eenig nut wordt geproduceerd. Wordt de functie in het oog gehouden, dan spreekt men liever van *orgaan* en niet van deel. In verband met hetgeen hier het laatst gezegd werd, zal het duidelijk zijn, waarom het geen aanbeveling verdient den term morphologie te vervangen door *organographie*, zooals sommige plantkundigen plegen te doen.

Nog veel verwerpelijker is het, wanneer men de functie als oorzaak van den vorm aanziet; men spant zoo de paarden achter den wagen en zet in de plaats van de causale verklaring een finale, die geheel buiten het terrein der natuurwetenschappen ligt.

Men is gewoon dat deel van de morphologie, dat zich meer in het bizonder bezig houdt met de leer van de cel, te bestempelen met den naam *cytologie*, datgene, waar sprake is van de vereeniging van cellen tot weefsels, aan te duiden als *histologie*.

Deze twee samen worden ook wel eens *anatomie* genoemd in tegenstelling met de *uitwendige morphologie,* die dan wel eens *morphologie in engeren zin* wordt geheeten. Wij zullen hier een eenigszins andere indeeling volgen: in § 2—10 zal de cytologie besproken worden, daarna in § 11—16 de histologie ten deele, terwijl in de §§ 17—33 de uitwendige morphologie zal worden behandeld, maar tevens de inwendige bouw van die deelen en de latere veranderingen, die deze bouw kan ondergaan.

§ 2. Algemeene eigenschappen van cellen.

Wanneer men deelen van planten met behulp van het mikroskoop onderzoekt, dikwijls echter ook reeds met het bloote oog, onderscheidt men een groot aantal kleine hokjes, waaruit de plant is opgebouwd. Degeen, die dit het eerste zag, Robert Hooke, was getroffen door de overeenkomst met een honigraat en hij noemde, in navolging daarvan, deze vakjes *cellen.* Dit geschiedde in 1667, terwijl anderen kort daarna de verdere grondslagen legden van onze kennis omtrent den fijneren bouw der planten, in het bizonder Malpighi en Grew.

Langzamerhand, vooral in het begin van de 19de eeuw, begon de overtuiging zich baan te breken, dat elk willekeurig plantendeel opgebouwd is uit cellen, of ten minste uit deelen, die uit cellen ontstaan zijn. Omdat deze opvatting voor planten het eerst nauwkeurig geformuleerd werd door Schleiden, voor dieren door Schwann, spreekt men wel van de *cellulair-theorie* van Schleiden en Schwann. Een zeer groot aantal onderzoekers hebben in den loop van de vorige eeuw deze theorie verder ontwikkeld, zoodat zij op het oogenblik den grondslag vormt van onze opvattingen omtrent den bouw van planten en dieren.

Elk deel van een hoogere plant is dus opgebouwd uit een groot aantal cellen van verschillende gedaante of uit elementen, die uit cellen ontstaan zijn. Onderzoekt men, hoe deze cellen zelf ontstaan, dan blijkt, dat zij steeds door deeling uit reeds voorhanden cellen gevormd worden. Dit geldt ook voor de cellen van lagere planten, onverschillig van de wijze, waarop deze tot een celverband zijn vereenigd. Hier toch vindt men dikwijls die cellen verbonden niet tot een cellichaam, maar tot draden, uit een enkele rij van cellen bestaande; dit is o.a. het geval bij tal

van wieren en schimmels. Nog eenvoudiger wordt de zaak, wanneer de geheele plant slechts uit één enkele cel bestaat, zooals bij bacteriën en gist.

Gedurende langen tijd werd bij het woord cel alleen gedacht aan het bovengenoemde hokje, maar langzamerhand bleek al meer en meer, dat de inhoud een zeer voorname rol speelt in het leven en ten slotte werd de inhoud het belangrijkste geacht. Men onderscheidt dan nu tusschen *celwand* en *-inhoud*, waarbij de laatste aangeduid wordt als *protoplast*. Celwanden zonder protoplast, die men in vele planten aantreft, vertoonen geen spoor van leven meer; daarentegen ziet men, dat protoplasten zonder celwand alle eigenschappen van de levende stof bezitten, zoodat het begrijpelijk is, dat men er meer en meer toe gekomen is, den celwand zonder protoplast op te vatten als een dood orgaan en den protoplast als drager van het van het leven. De eigenaardige stof, waaruit de protoplast bestaat, draagt in het algemeen den naam van *protoplasma*. Kende men dit protoplasma volkomen, wat zijn physische en chemische eigenschappen betreft, dan zou men daaruit het leven moeten kunnen verklaren. Uit de algemeene gelijkheid der levensverschijnselen bij alle dieren en planten kan

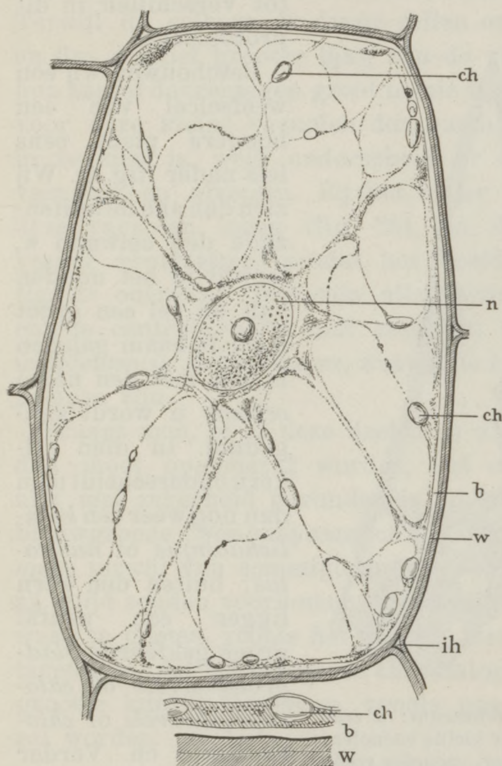


Fig. 1. Plantencel, schematisch volgens HANSTEIN; *n* kern met nucleolus, *ch* chromatophoren, *b* buitenlaag van het protoplasma, *w* celwand, *ih* intercellulaire holte. Onder de figuur is een gedeelte sterker vergroot afgebeeld, om de ligging van celwand, buitenlaag, korrelig protoplasma en chromatophoren aan te geven.

dus wel de gevolgtrekking worden gemaakt, dat ook het protoplasma bij alle levende wezens in hoofdzaak dezelfde samenstelling en denzelfden bouw bezit. Maar daartegenover moeten de onderlinge verschillen der soorten van planten en dieren toch ook in laatste instantie teruggebracht kunnen worden tot verschillen in dit protoplasma.

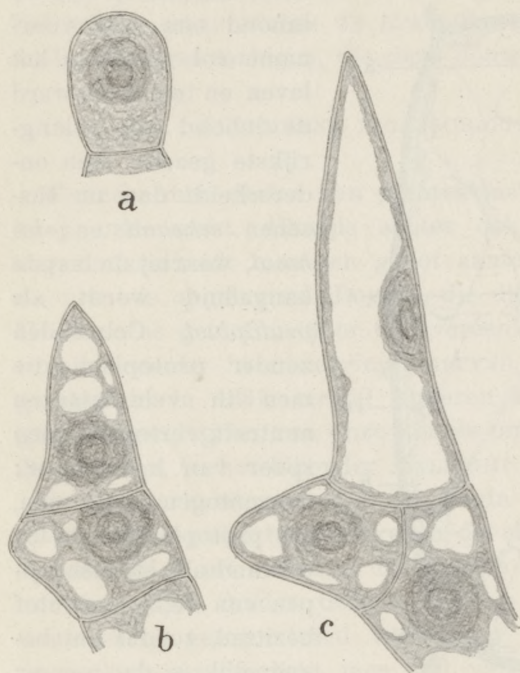


Fig. 2. Jonge haren van Verbascum; *a* zeer jong, protoplasma met kern en zeer kleine vacuolen, die moeilijk zichtbaar zijn; *b* ouder, vacuolen reeds ten deele ineengevloeid; *c* nog ouder, met een eindcel met enkele centrale vacuole en wandstandig protoplasma, terwijl de andere cellen zich nog in een jonger stadium bevinden. Vergr. 670.

Beschouwen wij een weefselcel van een hoogere plant eens iets nader (fig. 1). Wij zien dan aan de buitenzijde den celwand w, terwijl in het midden van de cel een groot rond lichaam gelegen is, dat met den naam *celkern* n wordt aangeduid. In dien celkern onderscheidt men dan nog weer een *kernlichaampje* of *nucleolus;* buiten den kern liggen een aantal groen gekleurde *bladgroenkorrels* of *chlorophylkorrels* of *chloroplasten* ch. Verder vindt men in den protoplast een aantal groote holten, *vacuolen,* met een waterachtig vocht, het *celvocht,* gevuld, terwijl eindelijk het overblijvende deel van het protoplasma met den naam *cytoplasma* wordt bestempeld. Aan dit cytoplasma kan men somtijds direct, somtijds pas na aanwending van bepaalde reagentiën, onderscheiden een *buitenlaag* b, die tegen den celwand aanligt, een *vacuolewand* of *tonoplast,* die de vacuole(n) omgeeft en daartusschen een *korrelig protoplasma,* dat dikwijls in stroomende beweging verkeert.

In zeer jonge cellen zijn de bladgroenkorrels nog ongekleurd; in verband daarmee worden zij dan ook *leukoplasten* genoemd; deze worden met de chloroplasten en de rood of oranje of geel gekleurde *chromoplasten* van sommige bloemen en vruchten samengevat onder den verzamelnaam van *chromatophoren*. Terwijl de celkern in jonge cellen even groot is als in oudere en dus relatief grooter lijkt, zijn de vacuolen zeer klein, terwijl hun aantal daarentegen groot is (zie fig. 2*a*); sommigen gebruiken voor deze kleine vacuolen den naam *alveolen*, zonder dat goed in te zien is, welk onderscheid er eigenlijk bestaat tusschen vacuolen en alveolen. Bij het ouder worden der cellen vloeien deze vacuolen ineen (fig. 2*b*), en dat proces kan zich nog verder voortzetten, zoodat het beeld van de bovenste cel van fig. 2*c* onststaat. Dan zijn alle vacuolen ineengevloeid tot een enkele centrale holte met celvocht, die omgeven is door een *wandstandig protoplasma,* waarin de kern en de chromatophoren gelegen zijn.

Vraagt men, of al deze deelen in alle cellen zijn aangetroffen, dan moet opgemerkt worden, dat een celkern totnutoe nog niet met zekerheid gevonden is bij bacteriën en de naverwante blauwgroene *Cyanophyceae;* chromatophoren ontbreken bij schimmels, terwijl van sommige andere deelen aangenomen wordt, dat zij altijd zouden voorkomen, ook al zijn zij lang niet altijd duidelijk waar te nemen, zooals het geval is met de buitenlaag. Daar staat tegenover, dat bij wieren de chromatophoren dikwijls een enorme grootte kunnen bereiken, zooals nog nader in § 6 uiteengezet zal worden.

§ 3. Het protoplasma.

Ten einde eenig denkbeeld te krijgen van de eigenaardigheden van het protoplasma, doet men goed, sommige zeer primitieve lagere planten iets nader te onderzoeken. Meer in het bizonder heb ik hier het oog op de *Myxomycetes* of *slijmzwammen*, door den zoöloog ook tot de dieren gerekend en dan bestempeld met den naam *Mycetozoa*. Men kan deze dikwijls aantreffen op doode bladen of op dood hout in den vorm van helder gekleurde hoopjes slijm, die langzaam voortkruipen; men noemt zulke ontwikkelingsstadiën *plasmodia*. Wanneer men ze niet in de

natuur aantreft, kan men zich gemakkelijk zulke plasmodia verschaffen, door in het najaar droge boonenstengels van het veld te halen en deze in een vochtige omgeving neer te leggen.

Wanneer een plasmodium een zekeren leeftijd heeft bereikt, gaat het over tot de vorming van al of niet gesteelde *sporangiën*, dat zijn zakjes, van een wand voorzien en gevuld met duizenden *sporen*, die in vrijheid komen door het barsten van den wand. De verdere bizonderheden van zulk een sporangium kunnen hier buiten bespreking blijven; daartegenover willen wij nagaan, wat er met die sporen geschiedt, wanneer zij onder gunstige omstandigheden worden gebracht.

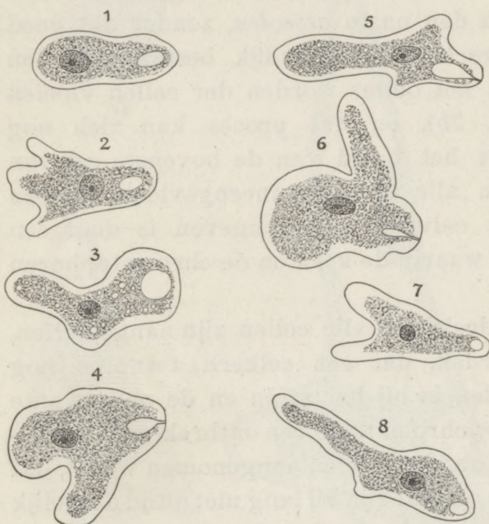


Fig. 3. 8 opeenvolgende toestanden van een myxamoebe, telkens met een tusschenpooze van $1/2$ minuut geteekend en eenigszins geschematiseerd. Men ziet duidelijk de hyaline buitenlaag, die pseudopodiën vormt en het korrelig protoplasma met den kern. De pulseerende vacuole is in 3 het grootste, neemt dan af door uitstooting van den inhoud naar buiten — wat in werkelijkheid niet zoo duidelijk te zien is —, om vervolgens in 7 en 8 weer toe te nemen. Vergr. 250.

Zulk een spore bestaat uit een wand en een protoplast; in laatstgenoemde ligt o.a. een celkern. In een voedingsoplossing, somtijds ook in water, begint een spore op te zwellen; de wand barst en de protoplast komt naar buiten. Voorzien van een lang dun aanhangsel, een *trilhaar*, kan deze een tijd lang zich voortbewegen ten gevolge van de bewegingen van dit trilhaar; daarna wordt dit ingetrokken en de protoplast zonder celwand is nu in het stadium gekomen, waarin men hem bestempelt met den naam *myxamoebe*. Zulk een myxamoebe is een protoplast, die langzaam over een vast oppervlak kan voortkruipen; men noemt die beweging *amoeboid*. Een denkbeeld van den aard der beweging kan men krijgen door figuur 3, waar opeenvolgende toestanden van eenzelfde myxamoebe zijn

geteekend. Men ziet, dat zich uitstulpingen of *pseudopodiën* vormen, die oorspronkelijk geheel hyalien en doorschijnend zijn, terwijl daarna het korrelige deel van het protoplasma in de uitstulping gezogen wordt; tegelijkertijd trekt de protoplast zich op een ander deel terug van het substraat, zoodat de geheele cel een plaatsverandering ondergaat. Twee van deze myxamoeben vereenigen zich met elkaar, in welke vereeniging men een geslachtelijk proces meent te zien. Daarna groeit het vereenigingsproduct, ook doordat het andere dergelijke cellen in zich opneemt, iets wat nu als een soort van voeding wordt opgevat. Zoo ontstaat een slijmachtig lichaam, dat allengs zoo groot is geworden, dat het gemakkelijk met het bloote oog is waar te nemen en dat men, zooals boven reeds aangegeven werd, met den naam plasmodium bestempelt.

Een plasmodium vertoont amoeboide beweging; bovendien neemt men in het plasmodium verplaatsingen van stoffen waar, die denzelfden indruk maken als het stroomen van een rivier; vandaar, dat men hier spreekt van *protoplasmastrooming*. Zoodra de dood intreedt, onverschillig van de wijze, waarop dit geschiedt, houden al deze bewegingen op. Het protoplasma, dat eerst helder was, vooral de buitenlaag, wordt troebel, veel minder plooibaar, bros, zoodat men zoodoende uit kan maken, of een dergelijke protoplast levend of dood is. Maar een plasmodium kan ook, terwijl het in leven blijft, een sterke verandering ondergaan, wanneer het veel water verliest en daarbij overgaat in een zoogenaamd *sclerotium*, een taaie leerachtige massa, die in dien toestand zeer lang kan worden bewaard, zonder dat de dood intreedt, en die weer opnieuw in den vorm van plasmodium kan overgaan, wanneer het noodige water ter beschikking staat. Wij kunnen thans reeds constateeren, dat een groot gedeelte van het protoplasma uit water bestaat, welk water daarin voorkomt als zoogenaamd *imbibitiewater*. Later zal bij de physiologie hierop terug te komen zijn en dan tevens gewezen worden op de hiermee samenhangende colloidale natuur van het protoplasma.

Het bovengenoemde onderscheid tusschen levend en dood protoplasma is ook in andere plantencellen te constateeren; het spreekt echter wel van zelf, dat de genoemde verschilpunten dikwijls geen zeer scherp criterium uitmaken, dat men dus voor

de praktijk voor die onderscheiding over betere herkenningsmiddelen moet kunnen beschikken. Hiervoor bezigt men voornamelijk kleurstoffen, die in levenden toestand door het protoplasma niet in merkbare mate worden doorgelaten en die ook niet door het levende protoplasma worden geabsorbeerd. Heel anders is dit bij dood protoplasma, dat zeer goed permeabel is voor kleurstofoplossingen en dat de kleurstof hieruit ook zeer gemakkelijk absorbeert, zich dus er mee kleurt. Het spreekt wel haast vanzelf, dat men voor deze proeven gebruik moet maken van kleurstoffen, die op zich zelf onschadelijk zijn (b.v. eosine).

Dikwijls echter worden kleurstoffen gebezigd om verschillende deelen van het protoplasma nader te differentieeren wegens hun verschillend absorptievermogen ten opzichte van die kleurstoffen. Men tracht dan het protoplasma te dooden op een zoodanige wijze, dat daarbij in het geheel geen of een zoo gering mogelijke contractie intreedt; men spreekt in dit geval van *fixeeren*. Talloos vele fixatiemiddelen zijn beschreven geworden. Daaronder zijn er, die slechts in bepaalde omstandigheden dienst kunnen doen, zooals aethylalcohol, andere van universeele beteekenis, zooals osmiumzuur (vooral in verbinding met chroomzuur en azijnzuur, de zoogenaamde fixatievloeistof van FLEMMING), chloorzink, formaline, jodium, enz.

Men heeft getracht, aan gekleurde en gefixeerde preparaten een studie te maken van de structuur van levend protoplasma. Het behoeft wel geen betoog, dat de conclusies, waartoe dergelijke preparaten voeren, somtijds geheel onjuist zijn, dat zij in elk geval met de grootste voorzichtigheid moeten worden geaccepteerd. Zoo verdedigen sommigen een *netvormige (reticulaire)* structuur, anderen een *vezelige (fibrillaire)* structuur; of er zijn weer anderen, die aannemen, dat een gedeelte van het protoplasma reticulair van bouw zou zijn, een ander deel fibrillair. Deze laatstgenoemde meening, die tamelijk verspreid is, werd het eerst uitgesproken door STRASBURGER, die daarbij voor reticulair plasma ook den term *trophoplasma*, voor fibrillair plasma het woord *kinoplasma* bezigde. In deze woorden ligt de onbewezen hypothese, dat het eerste meer in het bizonder een rol zou spelen bij de stofwisselingsprocessen, het laatste bij de bewegingsverschijnselen; het is dan ook niet aan te bevelen, zich van die woorden te bedienen.

Ook aan levend protoplasma is somtijds iets van een fijnere struktuur te zien en daarbij meenen sommige onderzoekers, dat er meer in het bizonder redenen zijn om aan te nemen, dat die struktuur vergelijkbaar zou zijn met die van een fijn schuim, zooals men dit krijgen kan, wanneer men olie met kaliloog fijnwrijft; het is echter niet bewezen, dat men hier met iets anders dan een oppervlakkige overeenkomst te doen heeft.

Men stelt zich voor, dat het protoplastma in zijn chemische samenstelling iets doet denken aan eiwitachtige lichamen. Maar men moet wel bedenken, dat analyses steeds gemaakt worden van dood protoplasma, waarvan de chemische samenstelling zeer vermoedelijk niet gelijk is aan die van het levende. Nog minder waarde hebben zulke bepalingen als die van Reinke en Rodewald van de samenstelling van plasmodiën, omdat men van geen enkel van de door hen gevonden stoffen met zekerheid kan zeggen, dat zij inderdaad een integreerend bestanddeel van het protoplasma uitmaken en er niet toevallig mee gemengd voorkomen.

Dat sommige stoffen in het protoplasma kunnen liggen, terwijl het toch wel zeker is, dat zij er geen deel van uitmaken, ziet men het gemakkelijkste bij de oliedruppels, die dikwijls in grooten getale in het cytoplasma worden aangetroffen. Dit kan vette olie zijn, zooals in tal van zaden als reservestof wordt aangetroffen (b.v. bij lijnzaad); zulke vette olie is onoplosbaar in alcohol, daarentegen wel oplosbaar in chloroform, aether, enz., bovendien kleurbaar met Soedan III. Atherische oliën en harsen, die men in bloembladen, in den bast van de kaneel, enz. aantreft, zijn oplosbaar in kouden alcohol. In enkele gevallen is waargegenomen, dat olie in afzonderlijke deelen van het cytoplasma ontstaat, die den naam gekregen hebben van *elaioplasten*.

De korrelige bestanddeelen van het protoplasma worden in het algemeen bestempeld met den weinig zeggenden naam van *mikrosomen*, een verzamelbegrip, waarvan men nu en dan bepaalde deelen nader tracht te definieeren. Dat wordt o.a. in den laatsten tijd beproefd met kleine lichaampjes, die men met de namen *chrondriosomen*, *mitochondriën*, enz. aanduidt. Deze deeltjes onderscheiden zich door hun vermogen om bepaalde kleurstoffen te binden; zij zouden ook een zekere zelfstandigheid bezitten, zich door deeling kunnen vermenigvuldigen, enz.

Totnutoe maakt het niet den indruk, dat die chondriosomen in plantencellen inderdaad de belangrijke rol spelen, die hun ontdekkers er aan toekennen.

§ 4. De buitenlaag.

Bij myxamoeben en plasmodiën is, zooals boven reeds gezegd werd, duidelijk te zien, dat aan de buitenzijde van het protoplasma een meer of minder dikke laag voorkomt, die helder en doorschijnend is en die wij reeds met den naam buitenlaag hebben aangeduid. In sommige andere gevallen is die buitenlaag eveneens te zien, maar dikwijls is daarvan niets waar te nemen. Toch neemt men aan, dat zulk een buitenlaag steeds aanwezig is; ten deele wordt men daartoe geleid door beschouwingen over het doorlatend vermogen van het cytoplasma voor bepaalde stoffen. Daar, waar protoplasmastrooming te zien is, schijnt deze buitenlaag in rust te verkeeren en het is dus te begrijpen, dat men er toe gekomen is aan te nemen, dat de gevoeligheid voor bepaald gerichte krachten, die op het protoplasma inwerken, gezocht moet worden in de buitenlaag.

Bij cellen zonder celwand kan de buitenlaag voorzien zijn van aanhangsels, die men bestempelt met den naam van *trilharen;* maar ook sommige ééncellige organismen *met* een celwand vertoonen die trilharen, die dan door den celwand heengaan. Somtijds zijn zulke trilharen kort en komen in groot aantal voor; men noemt ze dan *wimperharen* of *ciliën* (v.b. de zwermsporen van *Vaucheria*). In andere gevallen zijn deze organen zeer lang, daarbij gewoonlijk in geringer aantal aanwezig; men noemt deze *zweepharen* of *flagellen.* Zulke zweepharen komen bij tal van zwermsporen en spermatozoïden voor, maar ook bij bacteriën. Bij de laatstgenoemde planten kan men de trilharen rondom de cel aantreffen *(peritriche* bacteriën) of alleen aan het eene uiteinde *(lophotriche*), of eindelijk er kan één enkel polair zweephaar worden aangetroffen; men zie hiervoor figuur 4.

De bewegingen van zulke trilharen hebben ten gevolge, dat de cellen, waar zij voorkomen, van plaats kunnen veranderen; over deze bewegingen zal echter pas bij de physiologie uitvoeriger gehandeld worden. Hier volsta de mededeeling, dat

trilharen zeer gevoelig zijn voor schadelijke uitwendige omstandigheden en dat zij, wanneer deze optreden, gemakkelijk worden afgeworpen. Vooral bij bacteriën geschiedt dit zoo spoedig, dat men jaren lang het bestaan van trilharen bij deze organismen niet gekend heeft (zie fig. 4, 5 en 6).

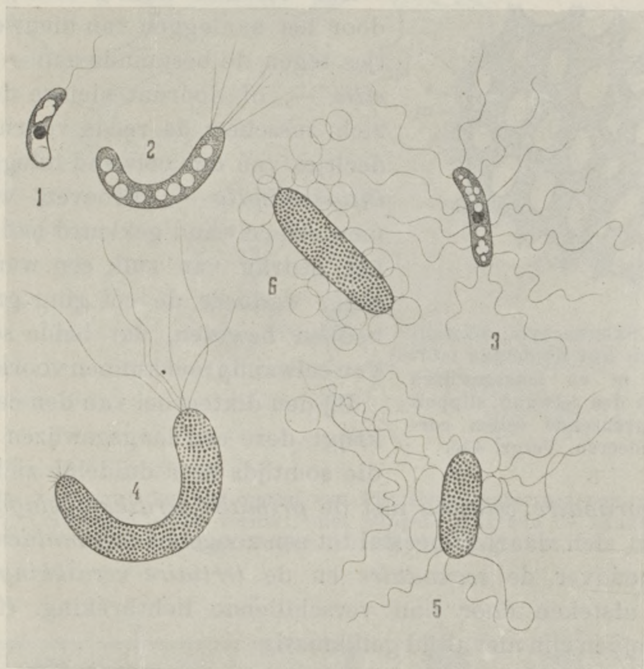


Fig. 4. Bacteriën met trilharen; 1 Vibrio met één polaire flagel, 2 en 4 Spirillum met een bundel van polaire trilharen (lophotriche bacteriën), 3 Bactridium en 5 en 6 Bacillus met peritriche trilharen; ten gevolge van ongunstige levensomstandigheden beginnen deze zich in 5 los te maken van de cel; dit proces is in 6 voltooid. Naar A. Fischer.

De buitenlaag is het orgaan van de celwandvorming. Bij sommige zwermsporen, die oorspronkelijk geen wand bezitten, kan men, wanneer deze later wordt aangelegd, duidelijk waarnemen, dat het de buitenlaag is, die gedeeltelijk in celwand overgaat. Bij cellen, die steeds met een celwand voorzien zijn, wordt bij analogie aangenomen, dat ook daar de buitenlaag het orgaan van de celwandvorming is.

Het ligt dus voor de hand hier, in aansluiting aan de buiten-

laag, den celwand te behandelen. In jongen toestand is deze altijd dun en bovendien overal van dezelfde dikte, pas later, vooral nadat de lengtegroei van een deel tot stilstand is gekomen, kan de celwand in de dikte groeien en daarbij allerlei struktuureigenaardigheden gaan vertoonen.

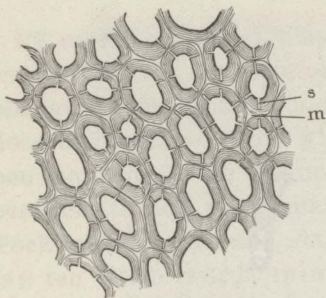


Fig. 5. Sklerenchym; dikwandige cellen met duidelijke middenlamel *m* en laagsgewijzen bouw van den celwand; stippels van aangrenzende cellen correspondeeren. Vergr. 435.

Een celwand kan groeien, hetzij door het aanleggen van nieuwe deeltjes tegen de bestaande aan — *appositie* —, of doordat nieuwe deeltjes zich tusschen de reeds voorhanden deeltjes van den celwand inleggen — *intussusceptie* —. Proeven, waarbij men een celwand gekleurd had en nu het gedrag van zulk een wand naging, wanneer de cel ging groeien, hebben bewezen, dat beide soorten van celwandgroei kunnen voorkomen.

Bij den diktegroei van den celwand krijgt deze een laagsgewijzen bouw, die somtijds zeer duidelijk zichtbaar is. De *primaire celwand* met de *primaire verdikkingslagen* ontwikkelen zich daarbij meestal tot een zoogenaamde *middenlamel*, waartegenover de *secundaire* en de *tertiaire verdikkingslagen* scherp afsteken door hun verschillende lichtbreking. (fig. 5).

Celwanden zijn niet altijd gelijkmatig verdikt; somtijds, zooals bij het *collenchym* kan zich die verdikking beperken tot de hoeken der cellen, waar wanden bijeenkomen (fig. 6), of wel de verdikking is gelocaliseerd in den vorm van ringen, spiralen of anderszins. Deze worden behandeld bij de bespreking der vaten in § 9.

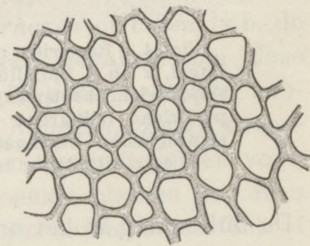


Fig. 6. Collenchym. Verg. 435.

Wanneer de geheele celwand verdikt is, blijven toch gewoonlijk dunnere plekken over, die een transport van stoffen mogelijk maken. Zulke dunnere plekken in celwanden noemt men *stippels*. Stippels treden zelden op bij celwanden, die aan de buitenlucht grenzen (*voelstippels* der *Cucurbitaceae*), meestal echter bij zulke wanden,

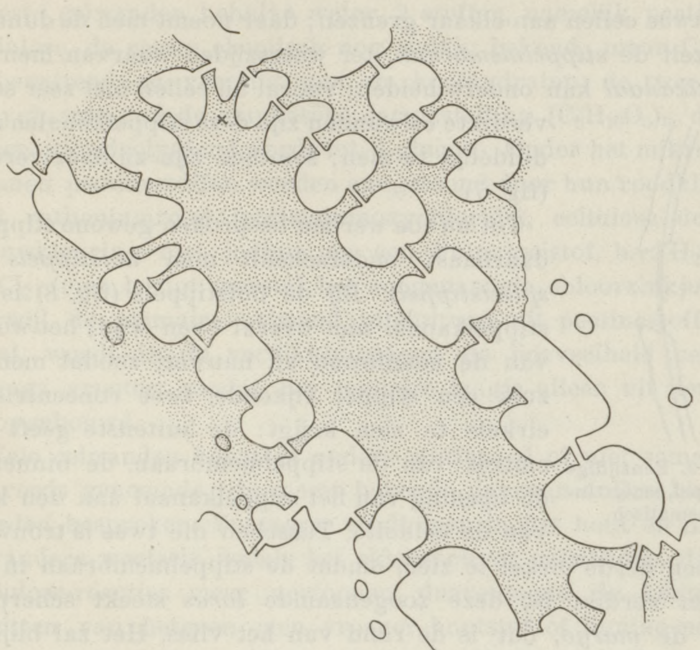


Fig. 7. Cel uit het endosperm van Phytelephas macrocarpon (planten-ivoor). Celwanden sterk verdikt, met stippels, waarvan de kanalen hier en daar ineenvloeien b.v. bij ×. Vergr. 435.

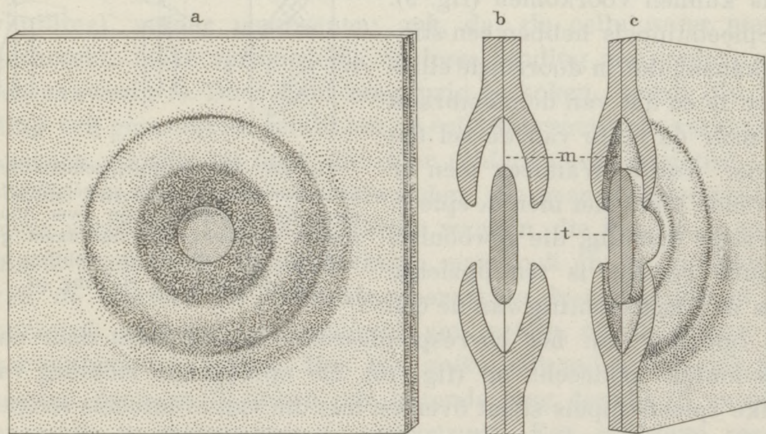


Fig. 8. Hofstippel schematisch; *a* van boven gezien, *b* in doorsnede, *c* doorsnede schuin perspectivisch; *t* torus, *m* margo.

waar twee cellen aan elkaar grenzen; daar noemt men de dunnere plek zelf de *stippelmembraan,* ter weerszijden waarvan men een *stippelkanaal* kan onderscheiden; vooral bij cellen met zeer sterk verdikte celwanden zijn deze stippelkanalen zeer duidelijk te zien; somtijds zijn zij daar vertakt (fig. 7).

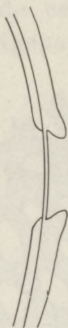


Fig. 9. Eenzijdige hofstippel, eenigszins schematisch.

Tot nu toe werden besproken gewone stippels; daarnaast onderscheidt men *hofstippels* en *spleetstippels.* Bij de hofstippels (fig. 8) is het stippelkanaal niet overal even wijd; het wordt, van de membraan af, nauwer, zoodat men op zulk een stippel kijkende, twee concentrische cirkels te zien krijgt: de buitenste geeft den omtrek van de stippelmembraan, de binnenste de opening van het stippelkanaal aan den kant van de celholte. Tusschen die twee is trouwens nog een derde cirkel te zien, omdat de stippelmembraan in het midden verdikt is; deze zoogenaamde *torus* steekt scherp af tegen de *margo,* dat is de rand van het vlies. Het zal blijken, dat hofstippels alleen in het hout voorkomen en dat zij een belangrijke rol spelen bij het watertransport. Ook eenzijdige hofstippels kunnen voorkomen (fig. 9).

Spleetstippels hebben een stippelkanaal, dat in doorsnede elliptisch is en dat van de membraan af naar de holte van de cel toe wijder wordt. Wanneer men er bovenop kijkt, ziet men de spleetvormige opening, die gewoonlijk schuin gericht is ten opzichte van de lengterichting van de cel. De opening van het correspondeerende kanaal staat daar dan gewoonlijk loodrecht op (fig. 10). De opstijgende richting van zulke spleetstippels stemt overeen met die van eventueele strepen in de celwand, ook met de richting, waarin de celwand zich het minste verlengt, wanneer water wordt opgenomen.

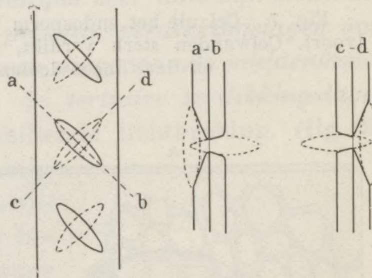


Fig 10. Spleetstippel, schematisch. Links celwand met 3 spleetstippels; door de middeltste zijn twee doorsneden gemaakt, die daarnaast geteekend zijn, één in de richting *ab*, de andere in de richting *cd*.

Wat de chemische samenstelling aangaat, vindt men in de

meeste celwanden behalve water, 2 stoffen, namelijk pectine en cellulose, de eerste chemisch nog weinig bekend, maar C, H en O bevattend en verwant met de koolhydraten; de tweede een polyglucose van de empirische samenstelling $(C_6H_{10}O_5)_n$, die met zuren gehydrolyseerd wordt tot d-glucose. Onder het mikroskoop kunnen pectinestoffen worden aangetoond door hun roodkleuring met rutheniumrood (rutheniumoxychloride), cellulose door de blauwkleuring met jodium en een hulpvloeistof, b.v. H_2SO_4 of $ZnCl_2$ (men bezigt meestal het zoogenaamde chloorzinkjodium). Terwijl de primaire celwand uitsluitend uit pectinestoffen bestaat, wordt in de verdikkingslagen de hoeveelheid cellulose allengs grooter, zoodat het tertiaire laagje alleen uit deze stof is opgebouwd.

Vele celwanden bevatten andere stoffen, al of niet samen met de reeds genoemde; de meest bekende daarvan zullen hier kort worden besproken. Vooreerst vindt men in het hout en in allerlei andere weefsels, zooals het sklerenchym, celwanden, die geen cellulose-reacties meer vertoonen, daarentegen de kenmerken bezitten van hetgeen men vroeger houtstof of lignine noemde. Deze wanden zijn, zooals men het nu liever uitdrukt, *verhout.* Zij kleuren zich o.a. geel met zwavelzure aniline en roodpaars bij behandeling met phloroglucine en zoutzuur. Hoewel men de samenstelling van deze wanden nog niet goed kent, weet men toch wel, dat er aromatische aldehyden in voorkomen (o.a. vanilline), verder pentosanen; ook, dat de cellulose er niet in ontbreekt, maar vermoedelijk in losse binding met andere stoffen aanwezig is. Door hout langdurig te koken, wordt die binding vrij gemaakt en gelukt het de cellulosereacties te verkrijgen; evenzoo dikwijls bij hout, dat door schimmels is aangetast.

Een tweede soort van celwanden, die geen cellulosereacties meer vertoonen, zijn de verkurkte wanden, die men in de eerste plaats vindt in de eigenlijke kurk, maar ook in de endodermis van de wortels. De verkurking berust op de aanwezigheid van kurkstof, *suberine*, een mengsel van vetten, of ten minste van verwanten van vetten. Men kan zulke celwanden dan ook verzeepen door ze te koken met bijtende loog, terwijl zij onoplosbaar zijn in geconcentreerd zwavelzuur. Een positieve reactie is de kleuring, die zij aannemen met Soedan-III. De vetnatuur van de suberine is aanleiding, dat verkurkte celwanden uiterst

moeilijk permeabel zijn voor water. Een verwante stof vindt men in de *cuticula* van de opperhuid, dat is de buitenste laag van den buitencelwand, waar deze aan de lucht grenst. Ook deze cutine is moeilijk permeabel voor water en ook hier kan men de kleuring met Soedan-III toepassen.

Vele buitencelwanden van de plant bevatten *was*, of zijn daarmee overtrokken. Dit verraadt zich reeds dadelijk door het witachtige uiterlijk van de oppervlakte, zooals ieder dit b.v. kent bij blauwe pruimen, of bij de bladeren van *Eucalyptus*, enz. Die was laat zich gemakkelijk verwijderen met behulp van zeep en daarbij constateert men dan tevens, dat de oppervlakte van de plant nu gemakkelijk bevochtigd kan worden door water, terwijl dit zeer slecht ging, toen de was nog aanwezig was.

Van andere organische stoffen, die in celwanden kunnen voorkomen, zal hier niet veel gezegd worden, ten deele omdat zij slecht bekend zijn, zooals *callose* (die o.a. in het callus van de zeefvaten te vinden is) en de *gom-* en *slijm*soorten, ten deele omdat zij later bij de physiologie ter sprake komen, zooals de *mannanen* en *galactanen*. Alleen is het nog wel de moeite waard, hier te vermelden, dat bij vele schimmels de *cellulose* ontbreekt en daarentegen een stof in de celwanden wordt aangetroffen, die overigens in het plantenrijk niet voorkomt, maar die bij dieren een groote rol speelt, de *chitine;* deze is eiwitachtig van natuur.

Twee anorganische verbindingen kunnen in celwanden worden aangetroffen. Vooreerst *kiezelzuur;* dit wordt zeer veel gevonden, somtijds in zoo groote hoeveelheden, dat de plant er een zekere hardheid door krijgt, zooals bij grassen en *Equisetum* (paardestaarten, als schuurbiezen gebezigd). Zeer bekend is het voorkomen van kiezelzuur bij een bepaalde groep van eencellige wieren, de *Diatomeae* of *Bacillariaceae*, die daarom in het Hollandsch wel *kiezelwieren* of *kristalwieren* genoemd worden. Men vindt ze dikwijls fossiel in dikke lagen, b.v. bij Renkum, als zoogen. *Diatomeeën-* of *Infusoriënaarde*. Men kan het kiezelzuur herkennen aan de onoplosbaarheid in alle sterke zuren, ook na gloeiïng, daarentegen aan de oplosbaarheid in HFl.

Een tweede anorganische stof, die in vele celwanden wordt aangetroffen is de *koolzure kalk*. Men vindt deze dikwijls in haren, die daaraan hun ruwheid te danken hebben en in vele

wieren, b.v. bij onze kranswieren (*Chara*). Onder de andere wieren met $CaCO_3$ in de celwanden noem ik meer in het bizonder de zoogenaamde *kalkalgen* of *Corallineae*, een groep van Roode wieren, die dikwijls heele banken in zee kunnen vormen, daarbij b.v. een belangrijk bestanddeel van de koraalriffen uitmaken. Het is te begrijpen, dat men kalkhoudende wieren ook fossiel kan aantreffen, o.a. in de Dolomietenkalk. $CaCO_3$ kan gemakkelijk met behulp van azijnzuur worden opgelost onder koolzuurontwikkeling, terwijl de aanwezigheid van het calcium blijken kan uit de karakteristieke gipskristallen, die zich met zwavelzuur vormen.

§ 5. De vacuolen.

Zooals reeds vroeger gezegd werd, vindt men in de plantencellen holten, die gevuld zijn met een waterige oplossing van bepaalde stoffen, welke holten men bestempelt met den naam *vacuolen*, terwijl de oplossing *celvocht* heet. In jonge cellen zijn die vacuolen klein en in groot aantal in elke cel aanwezig, later vloeien zij ineen, zoodat ten slotte een enkele centrale vacuole de geheele holte van de cel kan opvullen, met uitzondering van een laagje *wandstandig protoplasma*, waarin dan ook de kern en de chromatophoren gelegen zijn (zie fig. 2, pag. 12).

De vacuole is omgeven door een eigen wand van protoplasmatischen aard, die bestempeld wordt met den naam *tonoplast*. Deze is niet gemakkelijk zonder kunstmiddelen te zien; men kan daarvoor echter gebruik maken van een sterke salpeteroplossing (b.v. van 10 $^0/_0$). Daarmee wordt het grootste deel van het protoplasma gedood, zoodat het kleurstoffen gemakkelijk absorbeert; dikwijls echter blijft de tonoplast in leven, is dus dan impermeabel voor opgeloste kleurstoffen, ten gevolge waarvan de vacuole-inhoud, die een veel kleiner volume heeft gekregen, niet van kleur verandert. Op den duur gaat een dergelijke tonoplast te gronde, maar men kan hem in elk geval tijdelijk in leven houden en zóó zijn zelfstandig bestaan bewijzen; men kan dan tevens op den inhoud van de vacuole reageeren en zóó iets te weten komen omtrent de localisatie van verschillende stoffen in de cel. Over deze zoogenaamde *abnormale plasmolyse* zal nog verder gehandeld worden bij de physiologie (zie ook fig. 142).

Vacuolen bezitten in de cel een zekere zelfstandigheid. Dit kan o.a. blijken uit de verschijnselen, die men waarneemt in de tentakels op de bladeren van de zonnedauw, waar na de voeding met eiwitstoffen (zie Physiologie § 24) in de cellen eigenaardige veranderingen zijn waar te nemen, bestaande uit een deeling van de vacuole in vele kleinere, die door de snelle protoplasmastrooming worden meegenomen. Daar het celvocht rood gekleurd is, zijn deze vacuolen zeer gemakkelijk zichtbaar; men kan zoo het genoemde proces onder het mikroskoop vervolgen en ook zien, dat het totale volume der vacuolen kleiner wordt. Het verschijnsel wordt met den naam *aggregatie* bestempeld.

Wat hier voor ieder zeer gemakkelijk waar te nemen is, de deeling van vacuolen, is in andere gevallen zeer moeilijk te zien. Toch gelukt het ook dikwijls, in jonge zich deelende cellen de doorsnoering van vacuolen te zien en in aanmerking nemende het gedrag van andere deelen van den protoplast en de zelfstandigheid van de vacuolen in het algemeen, is het zeer waarschijnlijk te achten, dat vacuolen zich gewoonlijk door deeling vermenigvuldigen. Het laat zich niet bewijzen, dat niet ook wel eens vacuolen door ontmenging zouden ontstaan op plaatsen, die vroeger vacuolenvrij waren; daarbij zou dan tevens een vacuolewand als neerslagmembraan zich vormen. Maar ook wie dit aanneemt, zal moeten erkennen, dat in tal van cellen de vacuolen een groote mate van zelfstandigheid hebben verkregen. Een ander bewijs voor die zelfstandigheid zal hieronder nog nader gegeven worden bij de bespreking der aleuronkorrels.

Wat den inhoud van de vacuole betreft, deze is in de eerste plaats water, waarin tal van stoffen zijn opgelost. De aard van die opgeloste stoffen is bij verschillende planten zeer afwisselend, maar toch kunnen er wel enkele worden opgenoemd, die bij de groote meerderheid der gewassen een rol als bestanddeel van het celvocht spelen. Daaronder komen dan in de eerste plaats de suikers en van deze weer het meeste de *d-glucose,* verder ook wel *saccharose, maltose, d-fructose*, enz. Verdere koolhydraten worden in enkele gevallen wel eens aangetroffen, zooals b.v. het *inuline* bij de familie der *Compositae* en enkele verwante plantenfamilies. Naast suikers vindt men steeds zouten in oplossing en wel van de metalen K en Mg, terwijl de zuren, die

hierbij de voornaamste rol spelen, bijna steeds van organischen aard zijn en met het oog op de plaats van voorkomen wel eens met den verzamelnaam *plantenzuren* worden aangeduid. Het zijn meer in het bizonder *barnsteenzuur, appelzuur*, *wijnsteenzuur* en *citroenzuur*.Ook anorganische zuren kunnen voorkomen bij speciale planten. Zoo bevatten de *salpeterplanten* (b.v. tabak en zonnebloem) veel nitraten, de *zoutplanten* of *halophyten*, die men langs het zeestrand of in zoutsteppen aantreft, veel chloriden.

Het metaal Ca komt bijna steeds gebonden aan het *oxaalzuur* voor (bij zuring en enkele andere planten komt ook kaliumoxalaat voor) en wel in twee vormen, naar gelang van de hoeveelheid kristalwater: het $(COO)_2Ca$ met 3 H_2O als tetragonale pyramiden of zuiltjes of combinaties van beide, of wel als zoogenaamde *kristalsterren*, het $(COO)_2Ca$ met 1 H_2O als monokline naalden, zoogenaamde *raphiden*. De laatstgenoemde vindt men, vooral veel bij *Monocotylen*, bij massa bijeen in speciale cellen, die ook *slijm* bevatten. Het schijnt, dat deze fijne naalden een voortreffelijk beschermingsmiddel zijn tegen den beet van dieren, vooral slakken, waar de punten dan in de radula zouden binnendringen. Calciumoxalaat ontbreekt slechts bij zeer weinig plantenfamilies; als voorbeeld kunnen de grassen genoemd worden.

Eiwitstoffen komen in sommige vacuolen veel voor, vooral in zaden. Daar worden zij tijdens de rijping opgehoopt, terwijl de vacuole zich gewoonlijk in vele kleinere deelt; wanneer het zaad rijp is, heeft het zooveel water verloren, dat ook de inhoud van de vacuolen droog is geworden. Men vindt het eiwit in deze *aleuronkorrels* dan dikwijls in kristalvorm, daarnevens meestal bolvormige lichaampjes, die men *globoïden* noemt en die bestaan uit fosfaten van Ca en Mg met een organische rest. Bij de kieming van zulke zaden nemen deze water op en de aleuronkorrels gaan weer over in gewone vacuolen. Terwijl men in de cellen van de zaden van *Ricinus* en andere planten enkele groote aleuronkorrels aantreft (fig. 11), vindt men een groot aantal kleine in de zoogenaamde *aleuronlaag* van het endosperm der vruchten van de grassen. Als voorbeeld zij verwezen naar figuur 12, waar een overlangsche doorsnede van een tarwekorrel is aangegeven; het grootste gedeelte hiervan is zetmeelhoudend endosperm *z*, alleen de buitenste cellaag is de aleuronlaag *a*. Wanneer de tarwekorrel tot meel vermalen en hieruit de tarwebloem

bereid wordt, worden de aleuronhoudende cellen bij het builen verwijderd, zoodat het witte brood geen aleuron bevat (maar wel eiwitstoffen), welke wel in het bruine brood wordt aangetroffen. Wanneer bij de rijst sprake is van het zilvervliesje, wordt hiermede eveneens bedoeld de aleuronlaag plus de zaadhuid en vruchtwand.

Over het voorkomen van *alkaloïden*, *bitterstoffen*, *glucosiden*,

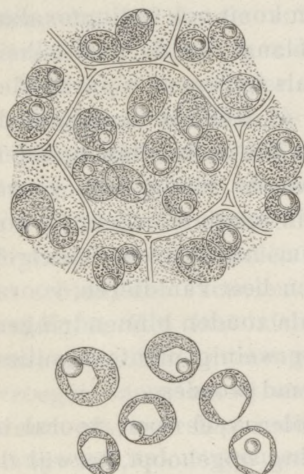


Fig. 11. Aleuronkorrels uit het endosperm van Ricinus communis; boven in gec. glycerine, waar alleen de globoiden zichtbaar zijn, onder in water met duidelijke eiwitkristallen. Vergr. 435.

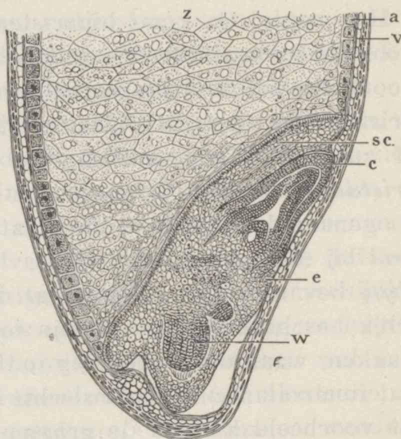


Fig. 12. Mediane overlangsche doorsnede door een tarwekorrel; alleen het onderste stuk is geteekend; *v* vruchtwand en zaadhuid, *a* aleuronlaag en *z* zetmeelhoudende cellen van het endosperm. Aan de kiem zijn te zien: *sc* schildje of scutellum, *c* coleoptile, die het pluimpje omgeeft, *w* worteltje, omgeven door de coleorhiza, *e* epiblast. Vergr. 435.

enz. zal hier niet verder gesproken worden; alleen moet in aansluiting hieraan nog even gewezen worden op het voorkomen van *kleurstoffen* in vele vacuolen. Deze kleurstoffen zijn slechts in de minderheid der gevallen geel. Maar dit geel is gewoonlijk flets van tint, zooals men het aantreft bij de bloemen van de vlasbek; zulke gele kleurstoffen noemt men met een gemeenschappelijken naam *xanthine*.

De roode, paarse en blauwe kleuren, in het celvocht opgelost, worden met den naam *anthocyaan* aangeduid. Welke van deze kleuren optreedt, hangt van de reactie van het celvocht af,

welke reactie in het overgroote meerendeel van de gevallen zuur is. Het anthocyaan komt in de plantencel voor als glucoside; het ontstaat door reductie uit flavonen. De samenstelling der anthocyanen is zeer gecompliceerd. Er zit C, H en O in en wel zoodanig, dat er 3 gesloten ringen in voorkomen, 2 met 6 C-atomen en 1 met 5 C-atomen en 1 O-atoom als oxoniumbinding.

Het spreekt wel van zelf, dat kleurstoffen uit het celvocht verwijderd kunnen worden, wanneer men het protoplasma door den dood permeabel maakt, dus b.v. door de cel in kokend water te brengen.

Kloppende of pulseerende vacuolen, die rhytmisch verdwijnen en weer zichtbaar worden, vindt men bij sommige zwermsporen en myxamoeben (zie figuur 3). Het is volstrekt niet zeker, dat zij iets te maken hebben met gewone vacuolen.

§ 6. De chromatophoren.

Chromatophoren zijn bestanddeelen van het protoplasma, die hetzij zelf dragers van kleurstoffen zijn, of die daarin kunnen overgaan. In verband met deze definitie onderscheidt men drie groepen: *leukoplasten* (ook wel *amyloplasten* genoemd), *chloroplasten (chlorophylkorrels* of *bladgroenkorrels)* en *chromoplasten*. De eerste zijn kleurloos, de tweede bevatten de groene bladgroenkleurstof, die echter dikwijls gebonden is aan andere stoffen, waardoor zulke lichamen ook een bruine of roode tint kunnen bezitten, terwijl eindelijk de chromoplasten geel of oranjerood zien en geen bladgroen bevatten.

Alle chromatophoren bestaan uit een kleurloos stroma, dat protoplasmatisch van aard is en dat in de leukoplasten alleen aanwezig is, terwijl de andere kleurstoflichamen daarnevens nog één of meer kleurstoffen bevatten. Men kan het in anderen vorm ook zoo uitdrukken, dat men zegt, dat de bladgroenkorrels bestaan uit twee phasen, waarvan het eene een hydroidephase, het andere een lipoidephase is, waarbij dan de kleurstof in het lipoide zou zijn opgelost. Beide komen in een amikronische verdeeling voor, die bij inwerking van oppervlakte-actieve stoffen overgaat in een submikronische en ten slotte in een mikronische, waarbij de kleurstofdeeltjes dus met behulp van het mikroskoop

zijn waar te nemen. Bij de chromoplasten zijn de kleurstoffen somtijds uitgekristalliseerd, ten gevolge waarvan de chromoplasten in fijne punten zijn uitgetrokken.

De groene kleurstof — het bladgroen of chlorophyl — is onoplosbaar in water, daarentegen oplosbaar in aether, alcohol, chloroform, benzol, enz. Het is bij doorvallend licht groen gekleurd, terwijl het prachtig bloedrood fluoresceert. Over het absorptie-spectrum zal bij de physiologie gesproken worden. De kleurstof wordt door het licht ontleed. Onderzoekingen van den laatsten tijd hebben geleerd, dat in groene planten (die totaal 0,5—1 $^0/_0$ bladgroen bevatten, berekend per droge stof) twee soorten van chlorophyl voorkomen, a- en b-chlorophyl, meestal 3 dl. a op 1 dl. b. De formule van het eerste is $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$, van het tweede $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$. De struktuur is nog maar ten deele bekend, maar in elk geval is het wel merkwaardig, dat een van de ontledingsproducten, het *phylloporphyrine* $C_{16}H_{18}N_2O_3$, verwant is met het *haematoporphyrine* $C_{16}H_{18}N_2O$, dat uit de haemaglobine ontstaat, zoodat er dus eenige verwantschap bestaat tusschen de twee meest verspreide kleurstoffen in het planten- en dierenrijk; beide zijn afgeleiden van het pyrrol.

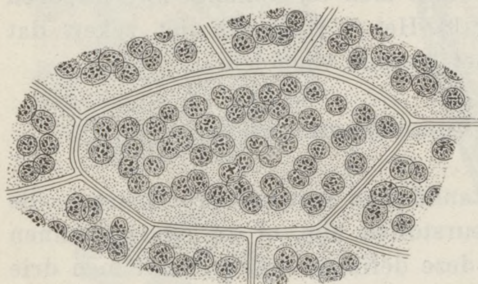


Fig. 13. Cellen van Hymenophyllum met chloroplasten, waarin kleine zetmeelkorreltjes liggen; verschillende chloroplasten zijn bezig zich te deelen, zooals aan hun vorm te zien is, b.v. bij +. Vergr. 370.

Groene bladeren bevatten behalve groene ook gele kleurstoffen en wel $^1/_3$ tot $^1/_5$ van de hoeveelheid chlorophyl; deze gele kleurstoffen zijn het *carotine* en het *xanthophyl*, waarvan de formules zijn $C_{40}H_{56}$ en $C_{40}H_{56}O_2$. Het zijn deze kleurstoffen, die alleen voorkomen in chromoplasten en die men daar gekristalliseerd kan aantreffen. Bij bruine wieren vindt men behalve deze ook nog een stof *fucoxantine* $C_{40}H_{54}O_6$, die men er na den dood met water kan uittrekken, waarna de groene kleur zichtbaar wordt. Het laatste geschiedt ook bij roode en blauwgroene wieren, waar men echter de begeleidende kleurstoffen zeer slecht kent;

men bestempelt ze met de namen *phyco-erythrine* en *phycocyaan*.

Wat hun vorm betreft, zijn de leukoplasten in het algemeen kleine ronde of min of meer elliptische lichaampjes; de chloroplasten der hoogere planten zijn zelden bolvormig, meestal ellipsoïdisch (fig. 13). Bij wieren en enkele andere lagere planten zijn zij dikwijls veel grooter, van allerlei gecompliceerde gedaante, b.v. als lange platte banden opgewonden tegen den celwand in het wandstandig protoplasma (*Spirogyra* fig. 14), of plaatvormig (*Mougeotia* — zie fig. 213 —), of stervormig (*Zygnema*, fig. 15), of men treft een aantal platen aan, die overlangs verloopend van



Fig. 14. Cel uit een draad van Spirogyra. In het midden is de kern te zien, opgehangen aan protoplasmadraden, die naar het wandstandig protoplasma loopen, waarin de platte bandvormige chloroplasten spiraalvormig opgewonden liggen; in die chloroplasten een aantal pyrenoiden. Vergr. 250.



Fig. 15. Cel uit een draad van Zygnema. In het midden de kern, ter weerszijden een stervormige chloroplast. Vergr. 250.

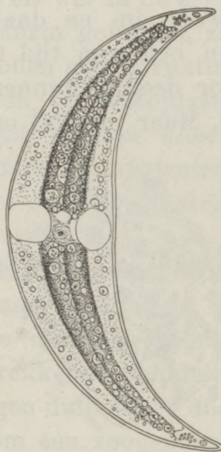


Fig. 16. Cel van Closterium. In het midden de kern tusschen de beide chromatophoren, die ieder uit een aantal overlangsche platen bestaan, die in het centrum samenkomen, zoodat de doorsnede stervormig is. Aan elk uiteinde ligt een kleine vacuole met kristalletjes van $CaSO_4$. Vergr. 435.

een centrum uitstralen, waar zij samenhangen (*Closterium*, fig. 16), enz. Daar treden ook bepaalde wel omschreven plaatsen duidelijk in het oog, die veel eiwitstoffen bevatten en die men met den naam *pyrenoïden* bestempelt (bijv. fig. 14). Het aantal van deze pyrenoïden is bij verschillende wieren zeer verschillend.

Wanneer zetmeel ontstaat, (waarover zoo dadelijk meer gezegd zal worden), geschiedt dit bij deze wieren altijd om de pyrenoïden

heen. De chromoplasten zijn oorspronkelijk ook meestal rond of elliptisch, maar ten gevolge van het uitkristalliseeren van het carotine kunnen zij puntig en onregelmatig van gedaante worden (fig. 17).

Wat hun ontstaan betreft, heeft men bij de wieren met hun groote chromatophoren met zekerheid kunnen aantoonen, dat zij zich door deeling vermenigvuldigen, dat zij dus nooit op willekeurige plaatsen in het protoplasma nieuw gevormd kunnen worden. Die deeling verloopt altijd zeer eenvoudig; het is een gewone in- en daarna doorsnoering. Bij hoogere planten heeft men ook van tijd tot tijd waargenomen, dat chloroplasten zich door deeling kunnen vermenigvuldigen, b.v. bij mossen (zie fig. 13). Maar meestal ontstaan nieuwe chloroplasten door het groen worden van leukoplasten. Evenzoo worden chromoplasten uit leukoplasten gevormd, hetzij direct of na het doorloopen van het tusschenstadium van chloroplast. De vraag is dus hier, hoe leukoplasten ontstaan. Daaromtrent is nog geen volledige zekerheid verkregen; wel heeft men in jonge cellen dikwijls leukoplasten gezien, wier vorm aan deeling deed denken, die dus een insnoering vertoonden, zoodat aangenomen wordt, dat ook deze zich door deeling vermenigvuldigen. Vooral de analogie met de chromatophoren der wieren is een sterk argument vóór deze opvatting. Daartegenover is door sommige onderzoekers de stelling verdedigd, dat de chromatophoren ontstaan zouden uit chondriosomen; totnutoe is deze meening niet voldoende door de feiten gestaafd; zelfs wordt zij door verschillende waarnemingen zeer onwaarschijnlijk gemaakt.



Fig. 17. Cel uit een bloemblad van Tropaeolum majus met hoekige chromoplasten, een enkele oliedruppel en een kern *k*. Vergr. 1000.

Van de inhoudsbestanddeelen der chromatophoren is behalve de kleurstoffen verreweg het belangrijkste het *zetmeel* of *amylum*. Dit is, zooals bekend is, een koolhydraat van de samenstelling $(C_6H_{10}O_5)_n$, een polysaccharide, dat door polymeriseering van suikers onder uittreding van water ontstaat. Omgekeerd kan het, door water op te nemen, overgaan in een suiker, meer bepaald in maltose; daarbij ontstaan eerst tal van tusschenstadiën, die

met de namen *erythrodextrine*, *leukodextrine*, enz. worden aangeduid. De *granulose* of *amylose*, waaruit de zetmeelkorrel in hoofdzaak bestaat, is gemakkelijk te herkennen aan haar vermogen, met iodium een blauwe kleur aan te nemen, die bij verwarming verdwijnt, om bij afkoeling weer te voorschijn te treden. Zetmeel zwelt verder sterk op bij verwarming met water (stijfsel) en ook in KOH of NaOH; in water van 100° C. is het weinig, in dat van 140—150° C. goed oplosbaar.

Zetmeel ontstaat altijd in chromatophoren en wel in de eerste plaats in bladgroenkorrels. Zetmeelkorrels, daarin gevormd, zijn altijd klein, min of meer bolvormig een vertoonen geen struktuur (zie fig. 13). Groote zetmeelkorrels ontstaan in de leukoplasten der bewaarplaatsen van reservevoedsel. Zij kunnen allerlei gedaanten hebben, van min of meer lensvormig af tot wigvormig, staaf- of spoelvormig. Wanneer er veel in één cel ontstaan, kunnen zij elkaar afplatten en dus hoekig worden.

Bij groote zetmeelkorrels is zeer dikwijls een laagsgewijze struktuur te zien, die berust op het voorkomen van lagen, die meer of minder waterhoudend zijn en die dan ook minder duidelijk zichtbaar worden door wateronttrekkende middelen, terwijl alkaliën in verdunden toestand de lagen duidelijker doen uitkomen. De lagen zijn gegroepeerd rondom een zoogenaamd *kernvlekje;* wanneer de zetmeelkorrel in het midden van het chromatophoor ontstaat, ligt dit kernvlekje *centrisch,* zoodat de lagen overal ongeveer dezelfde dikte bezitten; in het tegenovergestelde geval is de zetmeelkorrel *excentrisch.* Wanneer verschillende korrels ieder met een eigen kernvlekje zich tegen elkaar aanleggen en tot een geheel vereenigd zijn, spreekt men van *samengestelde korrels;* zijn deze nog weer door gemeenschappelijke lagen omgeven, van *half-samengestelde.*

Al deze bizonderheden zijn van belang, wanneer men verschillende zetmeelkorrels van elkaar wil onderscheiden; bij het onderzoek van voedingsmiddelen is het dikwijls mogelijk met behulp daarvan de zuiverheid mikroskopisch te beoordeelen. Zoo vindt men in fig. 18 afgebeeld de enkelvoudige excentrische of half-samengestelde korrels van het aardappelmeel *b*, de centrische van boonen *e* en tarwe *a* (waar twee vormen voorkomen, groote en kleine), de samengestelde van de haver *c*, de op aardappelmeel gelijkende van arrowroot *d*.

Men stelt zich voor, dat de granulose in het zetmeel in fijne kristallen is afgezet, zoodat de geheele korrel een soort van sphaerokristal zou zijn; de verschijnselen, die men ziet, wanneer

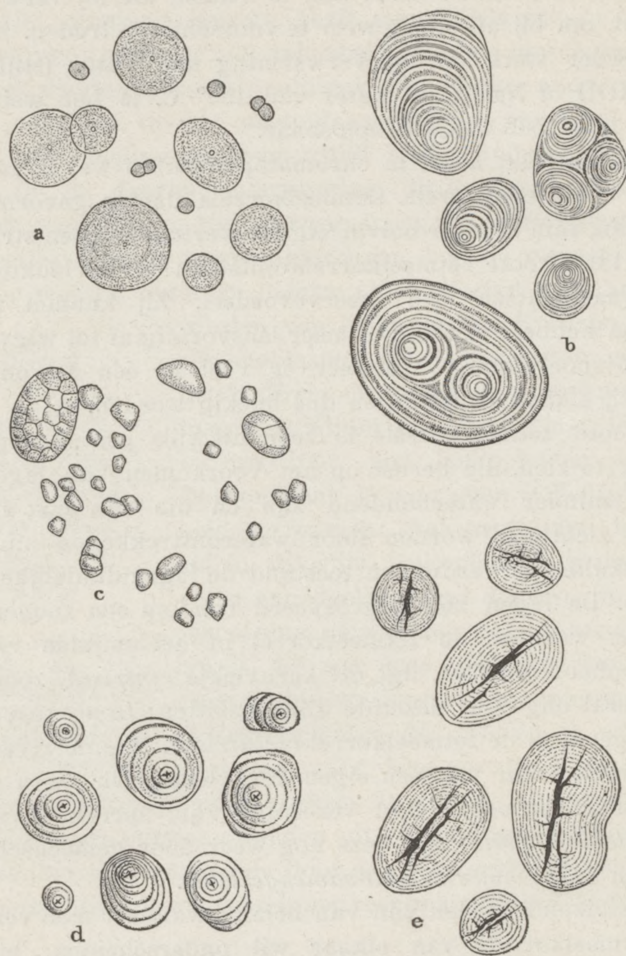


Fig. 18. Zetmeel van *a* Tarwe, *b* Aardappel, *c* Haver, *d* Arrow-root en *e* Boon. Vergr. 435.

men zetmeelkorrels met het polarisatiemikroskoop onderzoekt, wijzen wellicht in die richting, maar kunnen ook anders verklaard worden. Het is bovendien in den laatsten tijd gelukt, de granulose in mikroskopische kristallen te verkrijgen.

In plaats van zetmeel ziet men in sommige gevallen vette olie gevormd worden, die zich dan echter niet ophoopt in chromatophoren, maar, zooals boven reeds gezegd werd, somtijds in elaioplasten ontstaat. In andere gevallen schijnt suiker te ontstaan, die niet in zetmeel omgezet kan worden, zooals b.v. bij de gewone uien. In chromoplasten vindt men bijna nooit zetmeel.

§ 7. De celkern.

De *celkern* of *nucleus* is een lichaam, dat in elke cel wordt aangetroffen, met uitzondering van de cellen der bacteriën en der *Cyanophyceae*. In jonge cellen is de kern meestal bolrond (fig. 2); later wordt hij dikwijls min of meer afgeplat. De grootte blijft van het jeugdstadium af gewoonlijk constant, zoodat in verhouding tot de grootte van de cel de kern allengs kleiner wordt. Wat de absolute grootte betreft, vindt men zeer kleine bij sommige schimmels (*Phycomyces* 1,5—2 μ), daarentegen zeer groote bij sommige *Liliaceae* (*Fritillaria imperialis* 50 μ); bij *Cycadeae* zijn nog 10maal grootere kernen aangetroffen.

De kern is vooral bij lagere planten niet altijd gemakkelijk te zien, daar hij uit een stof bestaat, die in lichtbreking nauwelijks van het verdere protoplasma verschilt; in zulke gevallen moet men dan de cel eerst fixeeren en vervolgens met bepaalde kleurstoffen behandelen, die door den kern sterker worden geabsorbeerd dan door het cytoplasma. Daarbij wordt tevens de fijnere struktuur van den kern beter zichtbaar, dan in de levende cel het geval is.

In de meeste cellen komt slechts één enkele kern voor; meerkernige cellen treft men bij bepaalde lagere planten aan, b.v. het wier *Cladophora*, maar ook bij sommige ontwikkelingstoestanden der hoogere planten, o.a. in den embryozak; later zal hierop teruggekomen worden.

Wat de scheikundige samenstelling betreft, vindt men in den kern gewoonlijk veel eiwitstoffen, maar vooral *nucleoproteïden* — waarin dus een phosphorzuurrest wordt aangetroffen —; het eiwit is somtijds in gekristalliseerden vorm aanwezig. Aan een weinig bekend bestanddeel van den kern is de naam *plastine* gegeven.

De vraag is meer dan eens gesteld, of men uit de studie van

gefixeerde en gekleurde preparaten gevolgtrekkingen mag maken omtrent den waren bouw van de kernen in levenden toestand. Het komt mij voor, dat de ervaringen der laatste jaren wel hebben aangetoond, dat men voldoenden grond heeft om de realiteit der meeste kernstrukturen aan te nemen, hoewel het zeker aanbeveling verdient, bij de beoordeeling van zulke preparaten de noodige voorzichtigheid in acht te nemen.

Reeds in levenden toestand vallen steeds de *kernlichaampjes* of *nucleoli* in het oog, die ten getale van één of meer in iederen kern worden aangetroffen en die zich in gekleurde preparaten dadelijk zichtbaar maken door hun donkere kleur, terwijl zij bovendien bepaalde kleurstoffen sterker absorbeeren dan andere.

Het eigenlijke *kernskelet* is gewoonlijk pas in gekleurde preparaten goed te zien; het bestaat uit een netwerk van draden. Men neemt gewoonlijk aan, dat deze draden zouden bestaan uit *linine*, die zich weinig kleurt en waarin dan *chromatinekorrels* zouden liggen, die hun naam te danken hebben aan hun vermogen om kleurstoffen sterk te absorbeeren. De gewone voorstelling is verder, dat dit kernskelet in een vloeistof zou liggen, het kernvocht, die naar het cytoplasma begrensd zou zijn door een *kernmembraan* van cytoplasmatischen aard.

Bij sommige lagere planten zijn lichaampjes gezien, die tegen den kern aanliggen en die overeenstemmen met de dierlijke *centriolen* en *centrosomen*. Men meent, dat er verband zou bestaan tusschen deze lichaampjes en de *blepharoplasten* der spermatozoïde-moedercellen van varens en mossen; dat zijn de deelen, waaruit de trilharen gevormd worden.

Kernen vermenigvuldigen zich altijd door deeling; nooit ontstaan kernen op plaatsen, waar niet reeds vroeger een kern te vinden was. Dit kerndeelingsproces is in de laatste tientallen van jaren aan een uitvoerige studie onderworpen en daardoor heeft men de hoofdzaken er van leeren kennen en tevens gezien, dat dit proces bij alle levende wezens vrij wel op dezelfde wijze plaats heeft, misschien met uitzondering van enkele *Flagellaten* en *Infusoriën*, waar afwijkende deelingsvormen zijn aangetroffen. Vroeger onderscheidde men *directe* en *indirecte kerndeeling*, waarbij de eerste, ook wel *amitose*, *fragmentatie* genoemd, zelden zou voorkomen; daarbij zou dan eenvoudig een insnoering

van den kern plaats hebben. Tegenwoordig neemt men aan, dat het voorkomen van dit proces behalve bij de genoemde lagere organismen uiterst twijfelachtig is. In elk geval gaat de kerndeeling in de overwegende meerderheid van de gevallen volgens de indirecte methode, die ook wel *mitose* of *karyokinese* genoemd wordt. Wij zullen trachten een denkbeeld van dit uiterst gecompliceerde proces te geven aan de hand van figuur 19.

Veranderingen in het kernskelet treden op, die er toe voeren, dat er zich langzamerhand een bepaald aantal draadvormige deelen uit differentieeren, de *kernlissen* of *chromosomen* (fig. 19b). Men neemt aan, dat deze chromosomen bestaan uit een lininedraad, waarin op regelmatige afstanden chromatineschijfjes zouden liggen; de lininedraad zou zich dan moeilijk kleuren, de chromatineschijfjes zouden daarentegen gretig kleurstoffen absorbeeren. Nadat de chromosomen zich gedifferentieerd hebben, verdwijnen de nucleoli; sommigen nemen aan, dat zij opgelost worden; anderen, dat zij opgenomen worden in de substantie van de kernlissen.

Terwijl nu de chromosomen verplaatsingen in de kernholte ondergaan, beginnen zich buiten den kern op twee tegenover elkaar liggende plaatsen cytoplasmamassa's te differentieeren, die men met den naam van *poolkapjes* bestempelt (fig. 19c). Hierin en van hieruit wordt een straling in het cytoplasma zichtbaar, die men ook wel met den naam *achromatische figuur* bestempelt, omdat deze de meeste kleurstoffen minder sterk absorbeert dan de chromosomen. Wanneer men als kleurmiddel gebruik maakt van de zoogenaamde driekleuring van FLEMMING, wordt de nucleolus door saffranine rood; de chromosomen kleuren zich met behulp van gentianaviolet paars, terwijl het cytoplasma en dus ook de achromatische figuur met Orange-G oranje gekleurd worden. Deze straling gaat meer en meer van twee *polen* uit en dringt ook binnen in den kern, iets wat mogelijk is, omdat in dien tusschentijd de kernmembraan is opgelost (fig. 19d). De beide stralingen ontmoeten elkander in het midden tusschen de polen op een plaats, die men *aequatorvlak* noemt. Waar bij lagere planten centrosomen voorkomen, vormen deze de middelpunten, vanwaar uit de straling gaat, terwijl de poolkapjes ontbreken. De chromosomen kunnen in levende kernen nu en dan worden waargenomen, maar het is nog nooit gelukt iets van

die stralingen in de achromatische figuur in de levende cel te

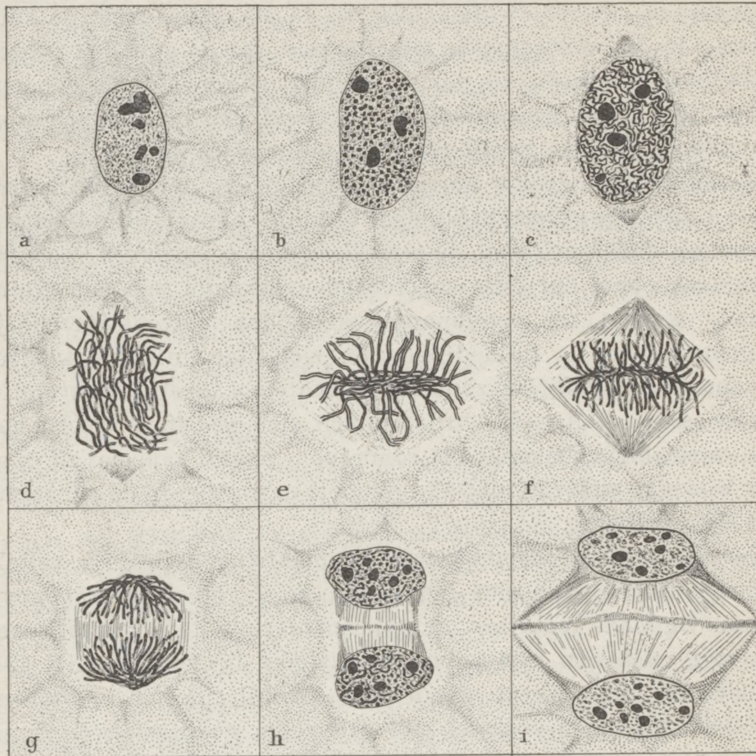


Fig. 19. Kerndeeling in het wandbekleedsel van den embryozak van Fritillaria imperialis; *a* rustende kern met nucleoli en kernskelet, *b* begin van differentiatie der chromosomen, *c* chromosomen duidelijk als draden te zien, de poolkapjes beginnen zich te vormen, de kernwand wordt opgelost, *d* de kernwand is verdwenen, de chromosomen beginnen aan hun uiteinden overlangs te splijten en gaan zich rangschikken in het aequatorvlak, de poolkapjes vormen spoeldraden, *e* de splijting der chromosomen, die nu in het aequatorvlak liggen, is verder gegaan, de spoel is duidelijk waarneembaar, *f* de beide helften der chromosomen beginnen uiteen te wijken, *g* de chromosomen hebben de beide polen bereikt, daartusschen is het tonnetje van verbindingsdraden zichtbaar, *h* de beide nieuwe kernen hebben ieder een wand gekregen, de nuceoli zijn opgetreden, het kernskelet begint uit de chromosomen te ontstaan, in de verbindingsdraden gaat de celring zich differentieeren, *i* twee rustende kernen met verbindingsdraden, daartusschen een zeer duidelijke celring, die zich bijna tot aan den wand van de cel uitstrekt. Vergr. 360.

zien; het verdient daarom aanbeveling omtrent de realiteit hiervan een zeker scepticisme in acht te nemen. Hoe het zij, de

stralingen ontmoeten elkaar in het midden en zoo ontstaat een spoelvormige figuur, die men *kernspoel* genoemd heeft.

De chromosomen hebben zich in den tusschentijd zoodanig verplaatst, dat zij ten slotte in het aequatorvlak komen te liggen. Bovendien heeft zich reeds lang van te voren een deeling van de kernlissen geopenbaard (fig. 19*d* en *e*), waarbij ieder chromatineschijfje of *chromomeer* zich in de lengte van het chromosoom in tweeën gedeeld heeft, waardoor elke kernlis overlangs in twee deelen gespleten wordt. Men ziet die beide helften nu uiteenwijken, waarbij de eene naar de eene pool, de andere naar andere pool toegaat (fig. 19*f*). Het maakt den indruk, alsof sommige spoeldraden zich tegen de chromosomen aanleggen en deze uiteentrekken; men noemt ze daarom *trekdraden*, terwijl de andere, waarlangs de halve chromosomen naar de polen glijden, dan als *steundraden* worden aangeduid.

Aan de polen aangekomen (fig. 19*g*), winden zich de chromosomen langzamerhand ineen en lossen zich weer op tot het kernskelet van den rustenden kern; tegelijkertijd ziet men ook weer een kernwand optreden, terwijl eveneens een nieuwe nucleolus ontstaat (fig. 19*h*); het is onbekend, waar deze vandaan komt. Bij meerkernige cellen verdwijnt de achromatische figuur in het cytoplasma of er blijft alleen een centrosoma over, dat zich vóór de volgende kerndeeling in tweeën splitst, waarna de centrosomen dan aan de beide polen gaan liggen. Bij eenkernige cellen volgt op de kerndeeling de celdeeling, waarover hieronder nader gesproken zal worden.

Men heeft de gewoonte aangenomen, onderscheid te maken tusschen verschillende *phasen* van de kerndeeling; men spreekt zoo achtereenvolgens van *prophase*, van *metaphase*, *anaphase* en *telophase*. Het zal wel duidelijk zijn, dat deze phasen niet scherp van elkaar gescheiden zijn, maar dat zij ongemerkt in elkaar overgaan en dat het dus niet altijd te zeggen is, waar men b.v. het begin van de metaphase moet aannemen.

Het verdient verder opmerking, dat het aantal chromosomen voor elke soort een constant getal is; dit kan hoog zijn, meer dan 100, b.v. 128, maar meestal is het minder, een heel enkele maal zelfs zeer weinig, bij plantencellen b.v. 6 of 8. Wanneer de chromosomen niet alle van gelijke lengte zijn, vindt men ze steeds in paren aanwezig, b.v. een of meer zeer korte paren,

eenige paren van middelmatige lengte en één of meer paren van lange chromosomen. In enkele gevallen kan men in de rustende kernen de grenzen der chromosomen nog onderscheiden; men neemt tegenwoordig aan, dat ook in andere gevallen de chromosomen hun individualiteit behouden, ook al kan men dit in den rustenden kern niet waarnemen. Later zal blijken, dat men zich voorstelt, dat van de beide chromosomen, die een paar vormen, het eene afkomstig is van de vaderplant, het andere van de moederplant. Maar dit zal bij de sexualiteit besproken worden; daar zal ook een bizondere vorm van kerndeeling, die men *reductiedeeling* noemt, uitvoerig behandeld worden.

§ 8. Vormen der cellen.

Cellen zonder celwand, zoogenaamde *naakte protoplasten* hebben dikwijls een neiging den bolvorm aan te nemen; zoo is het b.v. bij vele eicellen. Zitten er, zooals bij zwermsporen, trilharen aan het eene uiteinde, dan is dit dikwijls toegespitst zoodat een peervormige gedaante ontstaat (zie b.v. fig. 214, [10]); maar daarbij kan het lichaam toch ook allerlei kurketrekkervormige draaiïngen hebben ondergaan, wat men o.a. bij vele spermatozoïden aantreft (zie fig. 225 *c*). Vrije protoplasten met eigen amoeboide beweging, die dus voortdurend van vorm veranderen, treft men aan bij de myxamoeben (fig. 3) en bij de plasmodiën.

Cellen, van een celwand voorzien (b.v. fig. 4 en 16), kunnen ook geheel los van andere cellen, als zoogenaamde *vrije cellen*, worden aangetroffen, zoo bij de stuifmeelkorrels (zie fig. 228), de sporen van vele lagere planten (zie fig. 223) en de ééncellige wieren en schimmels. Hier wordt somtijds de eenvoudigste gedaante, dus de bolvorm gevonden, maar meermalen zijn zulke cellen ook elliptisch van omtrek, of min of meer spoelvormig, zooals vele ééncellige wieren, die tot de groote groep der *Diatomeae* of kiezelwieren gerekend worden (zie fig. 211). Bij deze zelfde groep treft men trouwens nog geheel andere gedaanten van vrije cellen aan, meer in het bijzonder bij die vormen, die in het plankton zwevend worden gevonden; deze zijn dikwijls voorzien van eigenaardige valschermachtige inrichtingen.

De meest gecompliceerde vormen der vrije cellen vindt men

bij de *Coeloblasten*, dat zijn wieren en schimmels, die in gedaante dikwijls aan hoogere vormen doen denken, maar wier thallus niet in cellen gedeeld is. Men kan daar spreken van *niet-cellulair* gebouwde organismen, maar men kan, wanneer men wil, het geheel ook als één enkele cel opvatten. Betrekkelijk eenvoudig doen zich zulke cellen nog voor, wanneer zij buisvormig zijn en al of niet vertakt, dus draden, zooals zij bij het wier *Vaucheria*, of bij de schimmels *Mucor* en *Phytophthora* voorkomen, terwijl



Fig. 20. Caulerpa prolifera. Nat. gr.

een zeer regelmatige vertakking, waardoor een veervormig uiterlijk ontstaat, bij een ander wier, *Bryopsis*, wordt aangetroffen. Van de verdere *Coeloblasten* wordt hier alleen nog genoemd het geslacht *Caulerpa*, groene wieren der warmere zeeën, waarvan in het bizonder de soort *C. prolifera* uit de Middellandsche Zee zeer bekend is geworden. Dit wier doet zich voor als een hoogere plant (fig. 20), d.w.z. men meent een wortelstok met wortelharen te zien, waaruit naar boven toe bladachtige deelen voor den dag

komen, die door spruiting weer nieuwe bladen doen ontstaan. Toch is dit alles zonder één enkel tusschenschot, zoodat het door sommige onderzoekers als een enkele cel beschouwd wordt. Zooals bij alle *Coeloblasten* vindt ook bij *Caulerpa* een gemakkelijke wondsluiting na verwonding plaats en zoo kan ook een stuk van het thallus, dat los geraakt is, zich zelfstandig verder ontwikkelen. Het schijnt zelfs, dat dit de eenige wijze van voortplanting van de verschillende soorten van *Caulerpa* is.

Halfvrij kan men de haren noemen, die op de opperhuid ontstaan en die ééncellig zijn, zooals men ze vindt bij de wortels (*wortelharen* zie fig. 54). Daarentegen zijn er in meercellige haren ook cellen, die met hun twee uiteinden aan andere cellen grenzen en

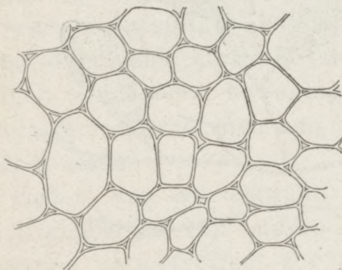


Fig. 21. Parenchymcellen. Vergr. 435.



Fig. 22. Groep sklerenchymvezels; rechts een afzonderlijke vezel en een stuk van zulk een vezel; halfschematisch.

die men daarom *draadcellen* kan noemen (zie fig. 39). Men vindt ze verder zeer algemeen bij alle meercellige wieren en schimmels.

Weefselcellen eindelijk grenzen rondom aan andere cellen, wanneer het niet toevallig cellen zijn van de peripherie van een weefsel. Onder een weefsel verstaat men dan een vereeniging van gelijkvormige cellen, die tot een vlies of tot een grooter lichaam vereenigd zijn. Zulke weefselcellen hebben een gedaante,

die dikwijls min of meer samenhangt met den uitwendigen vorm van het plantendeel, waarin zij worden aangetroffen. Zoo zijn cellen uit langgerekte stengelleden dikwijls ook in de lengte gerekt. Overigens kan men zeggen, dat vooral in het *parenchym isodiametrische* cellen worden aangetroffen (fig. 21). Spoelvormige cellen heeten *vezels* (fig. 22); naar gelang van hun ligging worden zij dan verder aangeduid met de namen *bastvezels, houtvezels,* enz. Zij sluiten gewoonlijk aaneen zonder holten tusschen zich te laten, terwijl hun toppen tusschen andere vezels ingrijpen.

Wanneer in een weefsel cellen liggen, die zich door hun vorm of hun inhoud sterk onderscheiden van het omliggende weefsel, spreekt men van *idioblasten*. Bezitten deze sterk verdikte en verhoute wanden en zijn zij in volwassen toestand zonder levenden inhoud, dan spreekt men van *steencellen* of *sklereïden* of *sklerenchymcellen;* men treft ze o.a. aan in de bladeren van *Camellia*.

Melksapcellen kan men, wanneer men wil, tot die idioblasten rekenen. Het zijn cellen, die reeds in de kiem worden aangelegd, dan meegroeien met het omringende weefsel en zich daarbij niet deelen, alleen wel vertakkingen kunnen krijgen, zoodat zij ten slotte lange doorloopende buizen kunnen vormen, die door de geheele plant worden aangetroffen, soms meters lang. Hun wand wordt niet verdikt, de inhoud blijft levend en is o.a. gekarakteriseerd door vele kernen, maar vooral door het eigenaardige celvocht, dat gomharsen, vet, caoutchouc, looistoffen, alkaloiden, enzymen, kan bevatten en dat bij verwonding als een melkachtige stof, die *melksap* genoemd wordt, uit de sneevlakte te voorschijn treedt. Men treft het aan bij de plantenfamilies der *Euphorbiaceae*, *Urticaceae*, *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae;* uit dit melksap wordt caoutchouc en gutta-percha bereid. Men zie overigens ook onder de volgende §.

§ 9. Celfusies.

Behalve afzonderlijke cellen vindt men in tal van gevallen ook vereenigingen van cellen, die in meer of mindere mate met elkaar versmolten zijn. Daarbij blijft hier in deze § buiten beschouwing de geslachtelijke versmelting, wanneer dus twee gameten zich tot een zygote vereenigen. Met het oog daarop is het dan ook beter de vereeniging van amoeben tot een plas-

modium en de zoogenaamde gespvormige verbindingen tusschen schimmeldraden buiten beschouwing te laten.

Daarentegen moet hier meer in het bizonder gehandeld worden over de *vaten;* dat zijn vereenigingen van cellen, waar de tusschenschotten geheel of ten deele verdwenen zijn; zij komen uitsluitend bij hoogere planten voor en men onderscheidt drie verschillende vormen: *melksapvaten, zeefvaten* en *houtvaten.*

Melksapvaten zijn gekenmerkt door hun inhoud, die evenals bij de melksapcellen uit melksap bestaat. Van deze laatstgenoemde zijn zij in volwassen toestand moeilijk te onderscheiden; men moet hun ontstaan waarnemen, om met zekerheid te kunnen zeggen, dat zij uit een groep van cellen en niet uit één enkele uitgroeiende cel zijn gevormd. De overeenkomst is nog des te grooter, omdat zij ook zijdelings versmelten kunnen, zoodat een systeem van vertakte samenhangende buizen gevormd wordt. Men vindt ze o.a. bij de *Compositae* (b.v. *Scorzonera hispanica*) en de *Papaveraceae* (*Chelidonium majus* met geel en *Papaver* met wit melksap, dat opium levert).

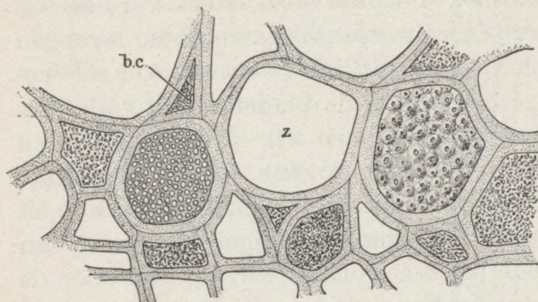


Fig. 23. Dwarse doorsnede door het phloeem van Cucurbita Pepo; *z.* zeefvat, *b.c.* begeleidende cel. Links een zeefvat met zeefplaat met open poriën, rechts een dito door callus gesloten, nog meer rechts een stuk van een zeefvat, waarvan de protoplasmastische inhoud te zien is. Verg. 435.

Terwijl de melksapvaten alleen bij zeer bepaalde planten worden aangetroffen, komen hout- en zeefvaten bij alle hoogere planten voor. Bij de *zeefvaten* worden de tusschenschotten door een aantal kleine openingen doorboord, zoodat zij er als een zeef uitzien (fig. 23); men spreekt van *zeefplaten.* Door die openingen heen staan de protoplasten met elkaar in verbinding (fig. 24); deze blijven levend en ook de celkern gaat niet te gronde, zoolang het zeefvat functionneert. Het zeefvat heeft altijd een wand, uit cellulose bestaande, en de inhoud is zeer eiwitrijk, terwijl zetmeel slechts in zeldzame gevallen wordt aangetroffen. Zeefplaten vindt men niet alleen op de tusschenschotten, die dwars

staan, maar ook op schuin staande, zelfs wel op de overlangsche. Vooral in dat laatste geval kunnen zij tot groepen vereenigd voorkomen, die gescheiden zijn door balken, die niet doorboord zijn, tot zoogenaamde *zeefvelden* (zie fig. 109).

Bij oude zeefvaten of in den herfst ziet men meestal, dat de zeefplaten door *callusmassa's*, uit callose bestaande, worden afgesloten (fig. 23 en 24). Nog later worden zij samengedrukt, terwijl hun wanden min of meer gaan opzwellen.

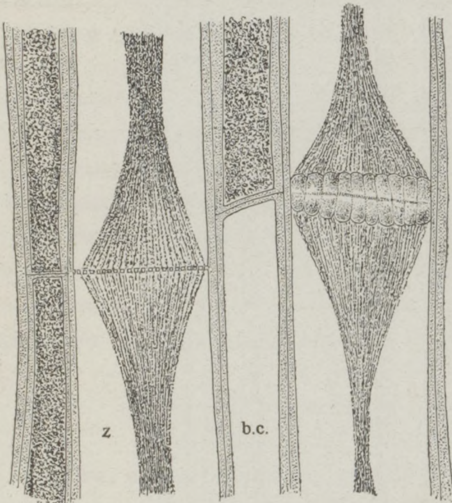


Fig. 24. Overlangsche doorsnede door het phloeem van Cucurbita Pepo, *z* zeefvat en *b c.* begeleidende cel. In het linker zeefvat is een zeefplaat te zien met open poriën, rechts een met callus. Het protoplasma in de zeefvaten eenigszins gecontraheerd. Vergr. 435.

Het weefsel, waarin de zeefvaten liggen, heet *bast* of *phloeem* (ook wel *leptoom* of *cribraal*gedeelte).

In tegenstelling met de zeefvaten hebben de *houtvaten* in volwassen toestand geen levenden inhoud meer, maar water of lucht of beide. Hun wanden zijn daarbij meestal verhout. De tusschenschotten kunnen òf zoodanig doorboord zijn, dat het geheele middenstuk verdwenen is, zoodat alleen nog een ring is blijven zitten *(ringvormige doorboring)*, òf er ontstaan een aantal spleten in, evenwijdig aan elkaar *(laddervormige doorboring)*. Het eerste vindt men steeds, wanneer het oorspronkelijke tusschenschot dwars stond ten opzichte van de lengterichting van het vat. (zie fig. 25 gest. v. en n.v.).

Het weefsel, waarin de houtvaten liggen, heet *hout* of *xyleem* (of ook wel *hadroom* of *vasaal*gedeelte).

De lengte der houtvaten bedraagt meestal niet meer dan 1 Meter, maar zij zijn o.a. langer bij de eik en bovendien bij alle lianen; men kan b.v. gemakkelijk lucht blazen door een stuk rotan van eenige meters lengte.

De wand van houtvaten is altijd gedeeltelijk verdikt. In de

eerste jeugd van een deel is die verdikking ringvormig, later ontstaan spiraalvormige verdikkingen; nog later vormen zich vaten, waar de verdikkingen met elkaar anastomoseeren, er ontstaan *netvaten* en eindelijk is bij de laatst gevormde vaten de geheele wand verdikt met uitzondering van de stippels, die altijd hofstippels zijn. Men onderscheidt naar aanleiding daarvan

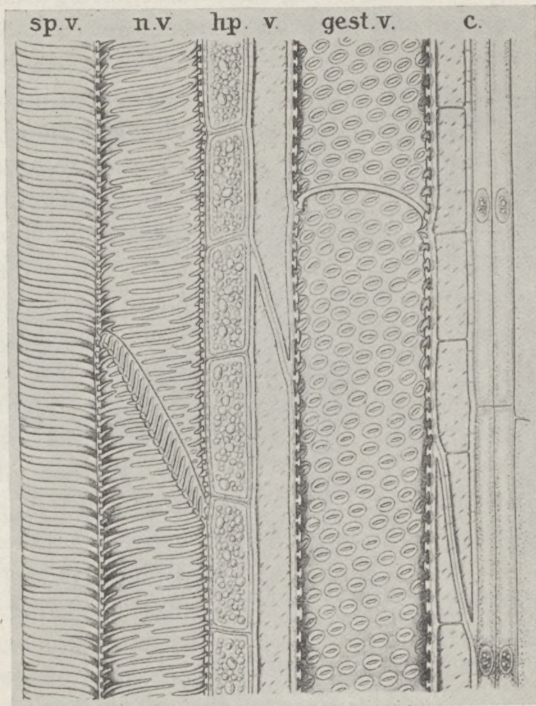


Fig. 25. Overlangsche doorsnede door een vaatbuidel van een Dicotyl, schematisch. Sp.v. spiraalvat, n.v. netvat met laddervormig doorboord tusschenschot, h.p. houtparenchym, v. vezel, gest.v. gestippeld vat met ringvormig doorboord tusschenschot, c. cambium. Naar Kny.

ring-, spiraal-, net- en *gestippelde vaten* (fig. 25). Met het oog op den tijd van ontstaan zijn de ringvaten het nauwst, de gestippelde het wijdst. De laatste worden aangelegd in deelen, die hun volledige lengte reeds bereikt hebben; netvaten ontstaan, wanneer de lengtegroei juist is afgeloopen, terwijl spiraalvaten worden aangelegd in nog onvolwassen deelen, zoodat zij later

worden uitgerekt, ten gevolge waarvan de spiralen verder uit elkaar komen te liggen. Datzelfde verschijnsel doet zich in verhoogde mate voor bij de ringvaten; deze worden somtijds zoover uitgerekt, dat zij scheuren, zoodat er een holte ontstaat met losse ringen, zooals de *lysigene holte* van de vaatbundels der *Monocotylen.*

Toen de spiraalvaten ontdekt werden, viel hun oppervlakkige overeenkomst met de *tracheeën* der insecten in het oog en zij werden met denzelfden naam bestempeld. Ook al was die vergelijking geheel foutief, toch is de naam behouden gebleven. Men is nog verder gegaan door ook cellen, die, wat hun inhoud en wandverdikking betreft, op de houtvaten gelijken, met den naam *tracheïden* te bestempelen. Zoo gebruikt men dan ook den term *tracheïdale elementen* voor houtvaten en tracheïden beide. Wij komen daarop nog nader terug.

Houtvaten ontbreken bij de *Pteridophyta* en de meeste *Gymnospermae*, bovendien bij enkele *Magnoliaceae.* Met uitzondering van deze laatste planten worden zij gevonden bij alle *Angiospermae* en onder de *Gymnospermae* bij de *Gnetales.*

§ 10. Het ontstaan van nieuwe cellen.

Nieuwe cellen ontstaan steeds door deeling van reeds voorhandene; er bestaat organische continuiteit tusschen oudere en jongere cellen.

In den eenvoudigsten vorm vindt men het verschijnsel der *celdeeling* bij een aantal wieren, waarbij als voorbeeld gewezen kan worden op het langst bekende geval bij de soorten van het geslacht *Cladophora* (fig. 26). Hier ziet men, dat een insnoering optreedt, ringvormig van de buitenlaag uitgaande, waarbij langzamerhand de celwand in deze insnoering ingroeit, totdat de opening gesloten is en uit de eene cel twee zijn ontstaan. Men zou desnoods dit geval voor een uitzondering kunnen aanzien, omdat de cellen van *Cladophora* meerkernig zijn, maar dan kan als voorbeeld gekozen worden een ander wier met éénkernige cellen, namelijk *Spirogyra*, waar de deeling ten slotte op soortgelijke wijze plaats heeft als bij *Cladophora*, alleen hier in verband met een kerndeeling. Men ziet dan namelijk, dat er na de kerndeeling een spoel van verbindingsdraden tusschen de kernen

overblijft, die in het equatorvlak meer en meer uitgerekt wordt, zoodat de kernen dicht bij elkaar komen te liggen. Dan ontstaat rondom het equatorvlak een insnoering van de buitenlaag van het protoplasma, die op dezelfde wijze groeit als bij *Cladophora* en die dus ten slotte ook den spoel van verbindingsdraden indrukt en doorsnoert. Deze draden verdwijnen en te gelijker tijd ontstaat er in de insnoering een tusschenschot, dat ook hier langzamerhand ringvormig van buiten naar binnen groeit. Daarbij worden de eenige of de enkele chloroplasten doorgesnoerd en hetzelfde gebeurt met de centrale vacuole met celvocht, zoodat dus elke nieuwe cel weer voorzien is van deze inhoudsbestanddeelen van het protoplasma. Waar het aantal van die bestanddeelen groot is, zooals b.v. de kernen bij *Cladophora*, vindt men geen verband; maar hetzelfde kan — ook weer voor *Cladophora* — gezegd worden ten opzichte van het groote aantal chromatophoren en vacuolen, waarvan er altijd wel een voldoende aantal in de nieuwe cellen terecht zal komen.

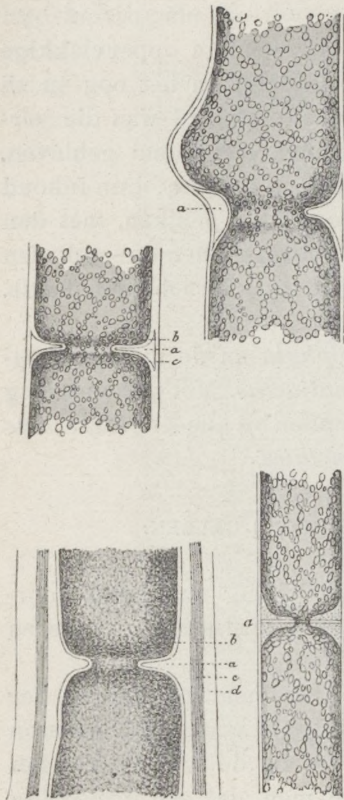


Fig. 26. Draden van Cladophora, waar de cellen bezig zijn zich te deelen; de nieuwe celwand ontstaat door insnoering. Volgens H. von Mohl.

Wanneer men zich nu verder beperkt tot de celdeeling van de cellen der hoogere planten, dan ziet men, dat dit verschijnsel hier altijd optreedt na een kerndeeling. Zooals reeds gezegd was, blijft er na de kerndeeling een spoel van verbindingsdraden over, het zoogenaamde *kerntonnetje* (fig. 27). Het aantal van deze draden schijnt dan nog eenigszins toe te nemen en tegelijkertijd krijgt men den indruk, alsof een stof, die zich tamelijk sterk kleurt, van de kernen uit naar het equatorvlak toe gaat. In het midden zwellen de verbindings-

draden op en groepeeren zich meer en meer tot een *celring* of *phragmoplast* (fig. 27, 1, ook fig. 19*i*). Die celring strekt zich

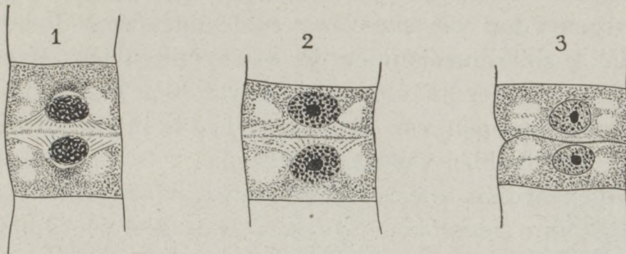


Fig. 27. Cellen uit een worteltop van Vicia Faba, die bezig zijn zich te deelen. In 1 is het kerntonnetje met den phragmoplast nog zichtbaar, in 2 wordt het kerntonnetje onduidelijk, terwijl de celplaat waarneembaar wordt, in 3 is de deeling voltooid. Vergr. 435.

allengs meer uit naar den omtrek van de cel en daarin vormt zich de nieuwe buitenlaag, als zoogenaamde *celplaat* (fig. 27, 2

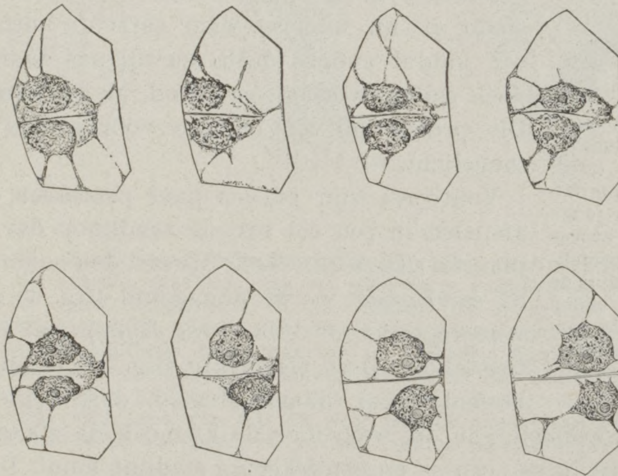


Fig. 28. Celdeeling in een zaadknop van Epipactis palustris. Men neemt waar, dat in de opvolgende stadia de kernen met de tusschenliggende figuur zich steeds meer naar rechts verplaatsen en daarmee ook het tusschenschot, totdat ten slotte de geheele inhoud gedeeld is. Naar Treub.

en 3). Omtrent het ontstaan hiervan weet men nog zeer weinig; de gewone voorstelling is, dat de celplaat *simultaan* ontstaan

zou en dat deze dan daarna aan zou sluiten aan de bestaande buitenlaag. In elk geval is het bij vele wieren niet zoo, zooals hierboven werd uiteengezet, en ook bij hoogere planten zijn enkele gevallen gevonden van *succedane* celdeeling, waar de buitenlaag steeds in verbinding is met de oude buitenlaag. Meer in het bizonder heb ik hier het oog op het geval door Treub beschreven voor de zaadknoppen van *Epipactis;* het is in fig. 28 afgebeeld; daarheen kan ik hier verder verwijzen.

Een eigenaardige vorm van celdeeling vindt men daar, waar van *afsnoering* gesproken wordt, zooals die voorkomt bij de luchtsporen of *conidiën* van vele schimmels en bij de gistcellen (fig. 29). Hier ontstaat eerst een uitstulping van de cel, die langzamerhand grooter wordt, terwijl zij nog met een nauw kanaal in verbinding blijft met de moedercel; dan begeeft de nieuwe kern, die door deeling ontstaan is, zich door het kanaal heen en de opening wordt door een celwand gesloten.



Fig. 29. Cellen van Saccharomyces (gist). Knopvormig ontstaan van jonge cellen, zoogenaamde gistachtige spruiting; de nieuwe cellen zijn nog los met elkaar verbonden. Vergr. 670.

Naast deze gewone vormen van celdeeling bestaan er nu andere, waar eerst de kern zich in een aantal andere deelt, terwijl pas daarna even veel cellen worden gevormd als er kernen zijn. Dit proces zal met eenige voorbeelden worden toegelicht.

Vooreerst zijn er een paar processen, die zich afspelen in een cel van de zaadknop der hoogere planten *(Angiospermen)*, die met den naam *kiemzak* of *embryozak* wordt aangeduid (fig. 30 geeft dit verschijnsel voor *Monotropa Hypopitys*). In jongen toestand is deze éénkernig (fig. 30 in het midden boven), maar daarna treden drie achtereenvolgende kerndeelingen op, waardoor de kiemzak na elkaar in een 2- (fig. 20 links), een 4- en een 8-kernig stadium komt. Dan rangschikken zich drie van die kernen aan het eene uiteinde, drie aan het andere, terwijl er twee, de zoogenaamde *poolkernen*, in het midden komen te liggen. Nu pas treedt een celdeeling op, ten gevolge waarvan een zestal éénkernige cellen ontstaan (fig. 30 rechts), die men met de namen van *eicel* en *synergiden* aan het eene uiteinde, met dien van *antipoden* aan het andere uiteinde bestempelt. De overblijvende cel blijft tweekernig of de

poolkernen vereenigen zich tot den zoogenaamden *secundairen embryozakkern.*

Een tweede voorbeeld van afwijkende celdeeling kan men aantreffen, wanneer nu de zaadknop in het hier beschreven stadium bevrucht wordt. De wijze van bevruchting kan hier in

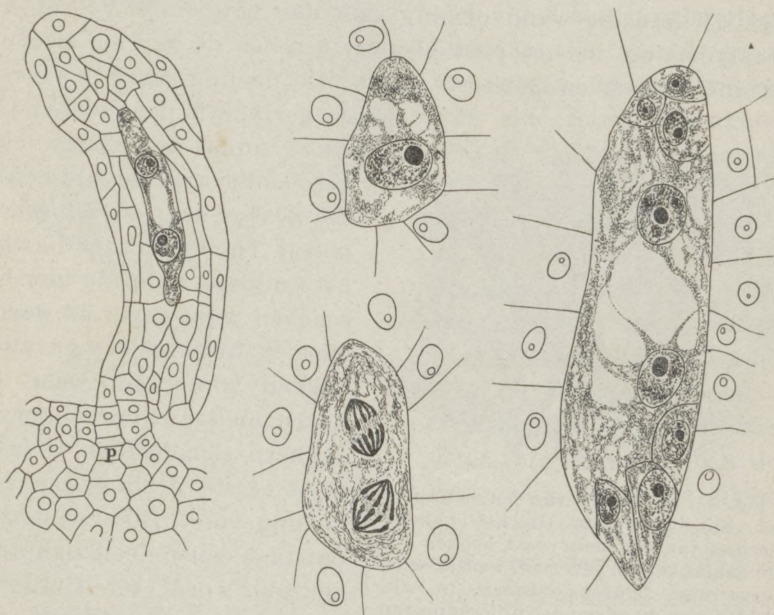


Fig. 30. Zaadknoppen van Monotropa Hypopitys, overlangs gesneden. Links de geheele zaadknop aan de placenta *p* vastgehecht, voorzien van één enkel integument. In het midden de embryozak in het tweekernige stadium. Verg. 225. De andere figuren zijn alle sterker vergroot, namelijk 600 maal; daarvan de middelste figuur boven een embryozak in het éénkernige stadium; daaronder een 2-kernige, waar de beide kernen juist bezig zijn, zich te deelen. Rechts een volwassen embryozak, waar aan den top de eicel met de twee synergiden, aan de basis de drie antipoden en in het midden de beide poolkernen te zien zijn.

dit verband buiten bespreking blijven. Het zij voldoende te vermelden, dat er twee mannelijke kernen in den zaadknop binnen dringen, dat één van deze den kern van de eicel bevrucht en dat hieruit normaal een kiem ontstaat, terwijl de andere zich vereenigt met den secundairen embryozakkern of met de beide nog niet vereenigde poolkernen. Zoo ontstaat een kern, die uit

de vereeniging van drie kernen is gevormd en die zich nu deelen gaat. Meestal treden er dan een aantal achtereenvolgende kerndeelingen op, zonder dat deze door celdeelingen gevolgd worden. Dan rangschikken die kernen zich regelmatig in het peripherische zoogenaamde *wandbekleedsel* van den embryozak en nu ontstaan er tusschen celwanden, van den omtrek uitgaande (fig. 31). Aan die wandvorming gaat dan gewoonlijk vooraf een straalvorming in het protoplasma tusschen de kernen, alsof er verbindingsspoelen geweest waren. De deeling schrijdt nu van de peripherie naar binnen toe voort, totdat de geheele vroegere embryozak gevuld is met een weefsel, dat men *endosperm* noemt. Terwijl nu zeer dikwijls het endosperm op de hier beschreven wijze gevormd wordt, zijn er toch andere gevallen bekend geworden, waar de bevruchte secundaire embryozakkern zich deelt en waar op deze eerste deeling een celdeeling volgt. Elk van de zoo ontstane cellen deelt zich weer en zoo wordt ten slotte de embryozak gevuld met een endosperm, dat, nadat het eenmaal ontstaan is, niet te onderscheiden is van een endosperm, gevormd op de wijze, die zooeven vermeld werd. Hieruit blijkt wel, dat er geen principieel onderscheid bestaat tusschen de twee vormen van celdeeling.

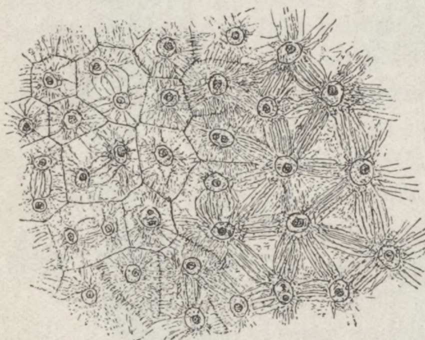


Fig. 31. Ontstaan van het endosperm van Reseda odorata. In het wandbekleedsel van den embryozak hebben zich een aantal kernen gevormd, waartusschen stervormige figuren ontstaan, in wier midden zich de celwanden differentieeren. Naar Strasburger.

Onder de lagere planten vindt men herhaaldelijk het voorkomen van zoogenaamde *sporangiën,* die gevuld zijn met sporen en waar deze sporen ook weer niet gevormd worden door achtereenvolgende deelingen van één enkele cel. Dit moge met enkele voorbeelden worden aangeduid.

Bij de gewone *Mucor Mucedo,* de hoofdjesschimmel, die dikwijls op schimmelend brood, enz. wordt aangetroffen, komen gesteelde *sporangia* voor, die een groot aantal sporen bevatten. In jongen toestand is de inhoud ongedeeld, maar bevat in het

protoplasma een aantal kernen (fig. 32 voor *Rhizopus*). Nu ziet men, dat het protoplasma in onregelmatige stukken gespleten wordt, die op hun beurt zich weer verder deelen, waarbij elke deel van den protoplast meerkernig is. Dit proces zet zich voort, totdat protoplasten ontstaan zijn van de grootte der sporen, die zich nu ieder met een celwand omgeven; éénkernig zijn ook deze niet.

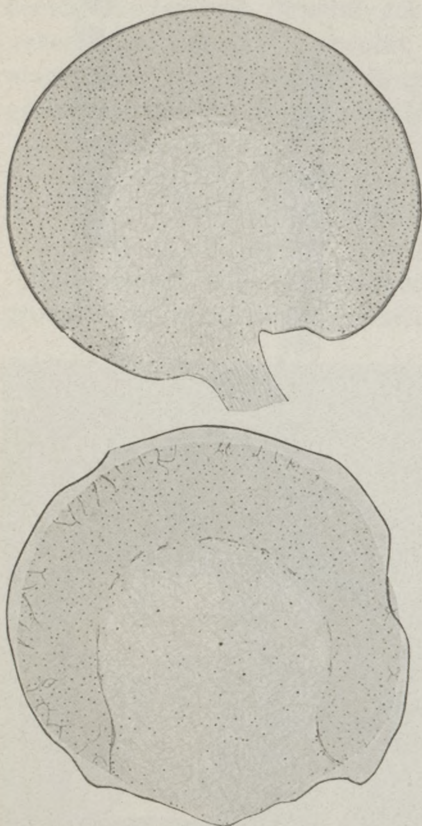


Fig. 32. Ontstaan van de sporen in een sporangium van Rhizopus nigricans. Boven: de kernen hebben zich opgehoopt in de peripherie; in het centrum een protoplasmamassa met weinig kernen, waaruit de columella zal ontstaan. In de onderste figuur is dit proces begonnen, terwijl in de peripherie een aantal spleten zichtbaar worden, die tot de sporevorming zullen leiden. Volgens SWINGLE.

Werd hier de geheele protoplast voor de vorming der sporen verbruikt, anders is het bij het ontstaan van de zoogenaamde *ascosporen*, die men bij een groep van schimmels, de *Ascomycetes*, kan aantreffen. Hier is de jonge *ascus* éénkernig; daarna deelt deze kern zich in tweeën; elk van deze deelt zich nog eens, terwijl een derde deeling ten slotte 8 kernen doet ontstaan (fig. 33). Tot op dat oogenblik heeft het protoplasma zich nog niet gedeeld, maar nu wordt van uit de centrosomen, waarvan er een bij elke kern ligt, een straalvorming zichtbaar (fig. 33*a*), die zich langzamerhand om den kern heenbuigt (fig. 33*b, c, d*) en zoo ten slotte een deel van het protoplasma om elken kern isoleert van het peripherische plasma (fig. 33*e, f*). De zoo ontstane 8 sporen, omgeven zich met een wand en blijven dan aan de buitenzijde omringd door een zoogenaamd *epiplasma* (fig. 33, 5), dat een rol kan spelen bij de vorming

van het buitenste deel van den sporewand, maar dat bovendien meewerkt tot het doen opengaan van den wand van den

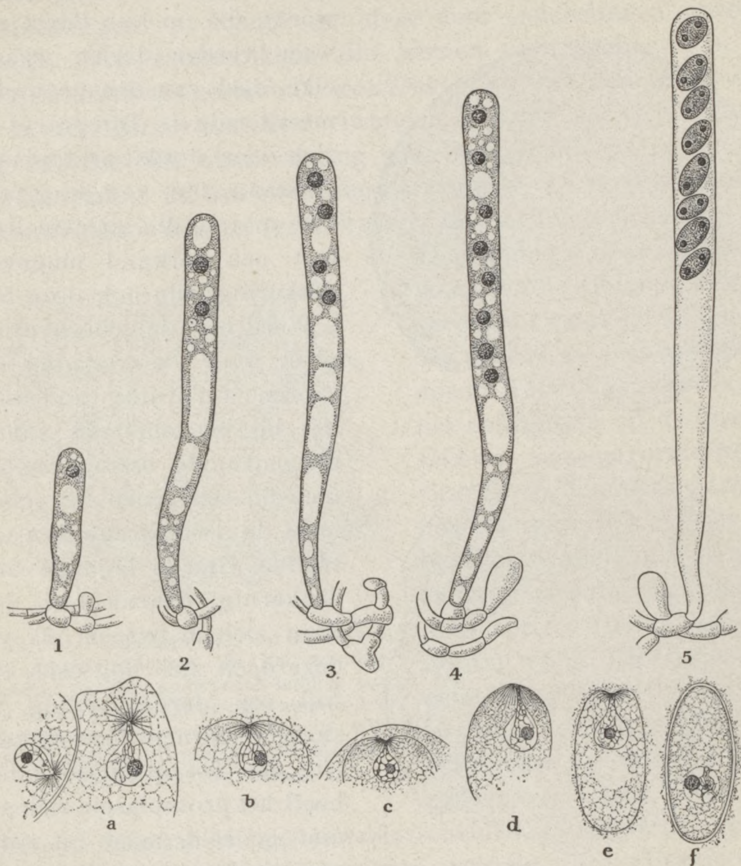


Fig. 33. Ontstaan der ascosporen; 1 jonge ascus met één kern, 2 tweekernige stadium, 3 vierkernig stadium, 4 achtkernig stadium, de kernen liggen nog vrij in het cytoplasma, 5 om alle kernen heeft zich een ascospore gevormd, daarbuiten het epiplasma, *a* kern in het stadium van fig. 4, aan het uiteinde is een straalvormige figuur te zien, van het centrosoma uitgaande, *b* de straling begint zich verder uit te strekken door het cytoplasma, in *c*, *d* en *e* ziet men langzamerhand de begrenzing van de ascospore gevormd, nog in samenhang met den kern, in *f* is die samenhang verbroken en bovendien de wand gevormd. Volgens KNY en HARPER.

ascus, waarna de sporen somtijds met kracht kunnen worden weggeslingerd.

Het kan ook voorkomen, dat een gedeelte van het protoplasma

van een cel ongedeeld achterblijft, maar dat dit niet zooals bij den ascus peripherisch ligt, maar centraal; dat laatste vindt men b.v. bij de vorming van de zwermsporen bij sommige wieren, zooals *Cladophora.* Meestal echter wordt in zulke gevallen het geheele protoplasma verbruikt, zooals bij het ontstaan van de mannelijke geslachtscellen, de *spermatozoïden,* in de mannelijke geslachtsorganen, de *antheridiën,* der mossen en varens (zie b.v. fig. 225).

§ 11. Weefsels in het algemeen.

Een *weefsel* is een celverband uit gelijkvormige cellen of groepen van gelijkvormige cellen bestaande.

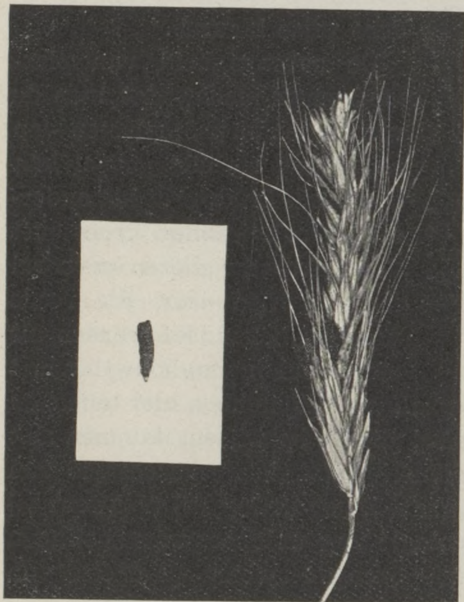


Fig. 34. Rogge-aar met sclerotiën van Claviceps purpurea; links één enkel sclerotium afzonderlijk afgebeeld.

Bij schimmels en wieren kunnen weefsels ontstaan door ineenvlechting van celdraden; meestal is dit ook aan de volwassen weefsels nog gemakkelijk te zien. Als voorbeeld noem ik den steel van den hoed van paddestoelen. In andere gevallen is de dooreenvlechting zoo volkomen, dat er vaste lichamen tot stand komen, die een structuur bezitten, herinnerende aan hoogere planten; er vormt zich een zoogenaamd *pseudoparenchym.* Men treft dit o.a. aan bij sommige rusttoestanden van schimmels, die men met den naam *sclerotium* aanduidt en waarvan men o.a. in de apotheek een vorm als *moederkoorn (Claviceps purpurea)* bezigt (zie fig. 34).

Bij hoogere planten ontstaan weefsels altijd door celdeeling. Dat men daarbij niet te maken heeft met een hoeveelheid cellen,

die toevallig bij elkaar gegroepeerd zijn, blijkt wel uit het correspondeeren der stippelkanalen in cellen, die aan elkaar grenzen; op dit verschijnsel werd reeds vroeger gewezen.

Nog veel meer komt het verband tusschen de verschillende cellen voor den dag door de aanwezigheid van *protoplasmaverbindingen* of *plasmodesmen* tusschen de aangrenzende cellen. Deze kunnen zich voordoen zooals bij sommige endospermen (*Strychnos nux vomica*, fig. 35), waar de geheele celwand doortrokken is door uiterste fijne protoplasmadraadjes; in het meer gewone geval vinden wij ze alleen in de stippels, dus door de stippelmembraan heenloopende. Die plasmodesmen zijn in de meeste gevallen niet gemakkelijk waar te nemen; meestal moet men ze eerst min of meer doen opzwellen en ze daarna op een bizondere wijze kleuren.

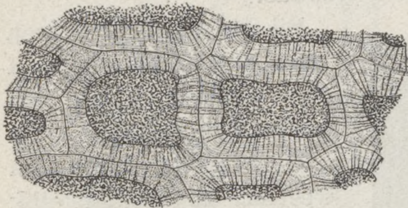


Fig. 35. Doorsnede door het endosperm van Strychnos nux vomica. De celwanden hebben een laagsgewijze struktuur; daardoorheen loopen de plasmodesmen, die de verschillende protoplasten met elkaar in verbinding brengen. Vergr. 150.

De aanwezigheid van plasmodesmen maakt, dat men de verschillende protoplasten van een plant als één geheel kan opvatten. Dus wordt het onderscheid ook minder groot met de weefsels der dieren en vooral met de *Siphoneae*, die reeds vroeger behandeld werden als niet-cellulair van bouw, b.v. met de daar genoemde *Caulerpa prolifera*. Wij hebben hier te maken met een van de verschijnselen, die er op wijzen, dat men met de analyse van levensverschijnselen, tot de werkzaamheid van de cel toe, niet te ver moet gaan. Later zullen wij trouwens bij de behandeling van de physiologie nog wel meer waarnemingen leeren kennen, die ons er toe brengen moeten, de deelen van een plant als één geheel op te vatten.

In den allerjongsten toestand zijn de cellen van een weefsel dunwandig, gelijkvormig, met veel protoplasma en in een voortdurenden toestand van deeling (mits de uitwendige omstandigheden dit toelaten); men spreekt dan van *meristemen*. Sommige meristemen kunnen langs een onafgebroken reeks van jonge cellen afgeleid worden van de jonge cellen van de kiem; men noemt deze *primaire meristemen*. Men treft ze aan in de toppen

van stengels en wortels. Andere meristemen ontstaan in reeds volwassen cellen, die dus weer jong worden en het vermogen herkrijgen zich te deelen; deze noemt men *secundair*. Niet altijd is het mogelijk de grens tusschen primaire en secundaire meristemen scherp te trekken.

Hoe dit ook zij, uit de primaire meristemen ontstaan *primaire weefsels*, uit de secundaire *secundaire weefsels*. Alleen in de eerste jeugd der organen is er lengtegroei; die houdt op, nadat de primaire weefsels volwassen zijn geworden. De secundaire weefsels zijn in hun optreden dus beperkt tot den lateren diktegroei.

Jonge weefselcellen zijn dunwandig en grenzen zonder tusschenruimten aan elkaar; de celwand is dus ook enkelvoudig. Later vormen zich daarop de primaire verdikkingslagen, nog later de secundaire, enz. Dan ziet men meestal, dat de primaire celwand plus de primaire verdikkingslagen zich ontwikkelen tot de *middenlamel*. Deze bestaat uit pectinestoffen, maar kan bij verhoute en verkurkte wanden bovendien nog verhout en verkurkt zijn. Zulke pectinestoffen kan men somtijds reeds in kokend water oplossen, in andere gevallen moet men gebruik maken van $HNO_3 + KClO_3$ (*maceratiemiddel* van SCHULTZE). In de natuur gebeurt dit oplossen in vele vruchten, die daardoor vleezig worden.

Meestal raken de cellen niet geheel vrij van elkaar, maar blijven zij min of meer met elkaar verbonden. In sommige weefsels treden in het geheel geen *intercellulaire holten* op; in andere ziet men vooral de hoeken van de cellen zich afronden (fig. 21), iets wat in de hand gewerkt wordt door den later te bespreken turgor. De eenvoudigste intercellulaire holten zijn drie- of vierhoekig, maar door sterkeren groei van bepaalde deelen van een orgaan kunnen veel grootere holten en gangen ontstaan (zie fig. 48), totdat eindelijk geheel holle stengels optreden, zooals die b.v. bij de meeste grassen bekend zijn.

Hoofdvormen van weefsels zijn het *parenchym*, dat typisch dunwandig is, met intercellulaire holten en levende cellen, daarbij meestal min of meer isodiametrisch (fig. 21), en het *prosenchym*, dat typisch dikwandig is, zonder intercellulaire holten, waarvan de volwassen cellen geen levenden inhoud bezitten en waar de vorm der cellen min of meer spoelvormig is (fig. 22). Sommige weefsels, die wij reeds behandeld hebben, zijn los van elkaar,

door het plantenlichaam verspreid, zooals het collenchym en het sklerenchym; andere, die nu besproken zullen worden, zijn tot *weefselstelsels* vereenigd. Voorloopig worden in de volgende §§ alleen de primaire weefsels behandeld.

§ 12. Het huidweefsel.

Daar wij ons voorloopig beperken tot de primaire weefsels, zal onder dit hoofd alleen behandeld worden de *opperhuid* of *epidermis*.

Alle deelen van hoogere planten *(Pteridophyten* en *Phanerogamen)* zijn omgeven door een opperhuid, die in de meeste gevallen slechts één enkele cel dik is. De opperhuid ontbreekt alleen daar, waar de deelen slechts uit één enkele cellaag bestaan, zooals de bladeren der *Hymenophyllaceae;* dit zijn uiterst teere varens, die men in de vochtigste streken der aarde aantreft, dus vooral in tropische oerwouden.

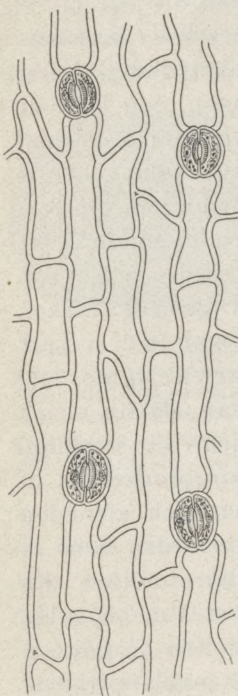


Fig. 36. Opperhuid met huidmondjes van een hyacinth, van de oppervlakte gezien Vergr. 150.

Op lateren leeftijd wordt de opperhuid bij den secundairen diktegroei vervangen door kurk.

De epidermiscellen hebben meestal den vorm van platte schijfjes, terwijl hun andere afmetingen samenhangen met den vorm van het deel, waaraan zij gezeten zijn. Bij langgerekte deelen zijn ook de epidermiscellen in de lengte gerekt (fig. 36).

De buitenwand van zulke epidermiscellen, die aan de buitenlucht zijn blootgesteld, is voorzien van een *cuticula,* terwijl daarnevens nog *cuticulaire lagen* kunnen worden aangetroffen. Wanneer bij bladeren de *cuticula* zeer dun is, zijn deze teer en slap; dikke, leerachtige bladeren hebben die eigenschap te danken aan hun dikke cuticula (zie fig. 38). Op de cuticula kan daarenboven nog een waslaag aanwezig zijn. Afzetting van kiezelzuur of koolzure kalk maakt zulke opperhuiden nog harder en daardoor moeilijk genietbaar voor dieren.

De cuticulaire lagen zetten zich somtijds ook nog voort op de zijwanden der opperhuidscellen, die overigens gewoonlijk dun

en in vele gevallen min of meer geplooid zijn, zoodat de cellen aan elkaar sluiten op de wijze der schedelbeenderen met tandnaden. De binnenwand der opperhuidscellen is meestal dun en vast verbonden met het daaraan grenzende weefsel, zoodat men de opperhuid niet kan afscheuren, zonder stukken van het onderliggende weefsel mee te nemen.

De opperhuidscellen zijn levend; alleen bij wortels sterven zij vrij spoedig af, zooals wij later nog nader zullen zien. Men vindt er steeds een grooten celkern in en leukoplasten, die nooit zetmeel vormen. Bladgroen wordt, behalve in enkele nog nader te bespreken cellen, in de opperhuid alleen gevonden bij de varens en enkele andere lagere planten. Gekleurd celvocht vindt men somtijds, vooral bij planten, die op den bodem van oerwouden groeien, maar toch ook wel in andere gevallen; de bruine beuk is er een bekend voorbeeld van.

Bij sommige tropische planten, zooals *Piperaceae*, *Bromeliaceae*, *Ficus*, enz. vindt men een opperhuid, die meer cellen dik is. Een bizondere vorm daarvan, het *velamen*, wordt hieronder nader besproken.

In zeer enkele gevallen, b.v. bij *Viscum* (vogellijm) en *Ilex* (hulst), kan de opperhuid ook bij meerjarige stengels vele jaren behouden blijven, niettegenstaande den secundairen diktegroei. Dan ziet men, dat de buitenwand van de epidermis aan de buitenzijde langzamerhand afschuurt, terwijl de binnenzijde voortdurend vernieuwd wordt.

Intercellulaire holten komen bij de opperhuid alleen dan voor, wanneer deze aan de lucht grenst, dus nooit bij wortels of bij deelen, die zich onder water bevinden. Bovendien zijn deze intercellulaire holten nog op zeer bizondere wijze gevormd tot *huidmondjes* of *stomata*.

Deze doen zich voor als een kleine spleet, die gesloten kan worden en die omgeven is door twee halvemaanvormige cellen, die men met den naam *sluitcellen* bestempelt (fig. 36). Bovendien kan men somtijds door vorm of inhoud nog een paar cellen, die aan de sluitcellen grenzen, onderscheiden als zoogenaamde *nevencellen*; maar zeer dikwijls ontbreken deze.

De vorm der sluitcellen wordt duidelijker, wanneer men een doorsnede in dwarse richting door het huidmondje maakt (fig 37

en 38). Het blijkt dan, dat de sluitcellen een rugwand bezitten, die onverdikt is, maar dat op den buikwand twee verdikkingslijsten voorkomen, die aanleiding zijn, dat de ruimte tusschen de twee sluitcellen onderscheiden kan worden in een *voorhof,* een *centrale spleet* en een *binnenhof.* Wanneer het huidmondje zich sluit, worden voorhof en binnenhof nauwer, terwijl de centrale spleet geheel verdwijnt.

Het al of niet geopend zijn van het stoma hangt samen met den vorm van de sluitcellen; deze hebben een levenden celinhoud, waarbij in het bizonder in het oog valt, dat er bladgroenkorrels in voorkomen. Daardoor onderscheiden zij zich dus van de

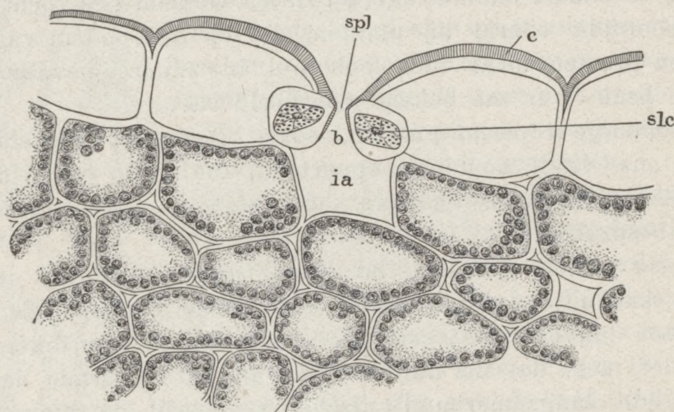


Fig. 37. Dwarse doorsnede door een huidmondje met omgeving van een blad van Iris germanica, *spl.* centrale spleet, *b* binnenhof, *i.a.* inwendige ademholte, *sl.c.* sluitcel, *c* cuticula. Verg. 150.

overige epidermiscellen. De levende sluitcel is nu in staat van grootte te veranderen; hierbij speelt, zooals wij bij de bespreking der physiologie zullen zien, de turgor een rol. Op het oogenblik constateeren wij alleen, dat de sluitcellen bij het toenemen in grootte, vooral aan de rugzijde uitzetten, dat ten gevolge daarvan de geheele sluitcel als het ware om een scharnier gaat draaien en dat het huidmondje zich opent. Zoo werd voor de grootte van de sluitcellen van een huidmondje van *Amaryllis formosissima* gemeten: voor de breedte in gesloten toestand 33, geopend 37 mikron, voor de lengte waren deze cijfers resp. 34 en 40. Daarmee ging gepaard, dat in gesloten toestand de wijdte van den voorhof bedroeg 7 mikron, terwijl de centrale spleet

gesloten was; geopend was deze wijd 8, de voorhof 16 mikron.

Niet alle stomata zijn op dezelfde wijze gebouwd; zoo zijn die van de grassen b.v. zeer afwijkend. Het is niet noodig, daarop hier meer in bizonderheden in te gaan.

Aan den binnenkant van de stomata vindt men steeds een groote intercellulaire holte, die met den naam van *inwendige ademholte* wordt bestempeld (fig. 37 *i a*) en die weer samenhangt met het verdere kanaalsysteem der intercellulaire holten, zoodat deze bij geopende huidmondjes in open communicatie staan met de buitenlucht.

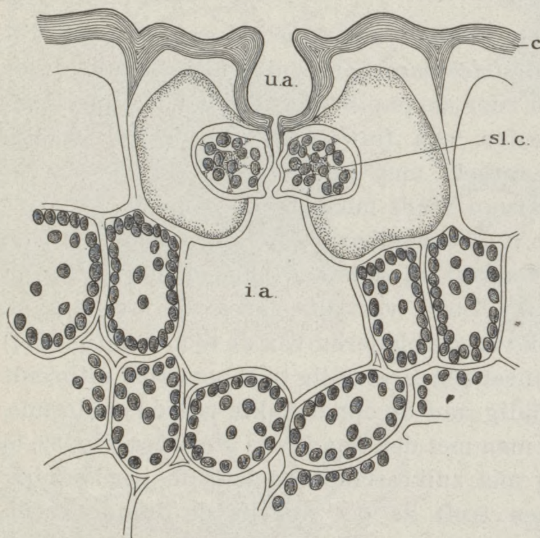


Fig. 38. Dwarse doorsnede door de epidermis met onderliggende cellen van een blad van Aloë arborescens met typische xerophile struktuur: de cuticula *c* zeer dik, het huidmondje omgeven door de beide sluitcellen *sl.c.* in de diepte van een uitwendige ademholte *u.a.*, daarbinnen de inwendige ademholte *i.a.* Vergr. 435.

Wij zullen later zien, dat door de geopende huidmondjes waterdamp naar buiten kan ontwijken en dat op die wijze de verdamping van de cellen binnen in de plant voort kan schrijden. Het is nu ook te begrijpen, dat wanneer de stomata eenigszins uitsteken boven de oppervlakte van de verdere epidermis, elk deeltje waterdamp, dat naar buiten treedt, door het geringste luchtstroompje zal worden meegenomen, zoodat door deze inrichting de verdamping bevorderd zal worden. Omgekeerd vindt men ook planten, wier huidmondjes lager liggen dan de oppervlakte van de epidermis, dus in een soort van kuiltje, dat dan als windstille ruimte fungeert en dat met den naam *uitwendige ademholte* wordt bestempeld. Dergelijke planten verdragen groote droogte, kunnen dus in droge klimaten leven, bezitten, zooals men dit noemt, een *xerophile* struktuur. In fig. 38 vindt men een huidmondje van een dergelijke plant (in dit geval *Aloë*) afgebeeld.

De laagste planten, waar huidmondjes worden gevonden, zijn een groep van levermossen (de *Anthocerotales*), waar zij op de sporevrucht voorkomen; verder vindt men ze bij de mossen ook alleen op de sporekapsel; bij alle hoogere planten komen zij algemeen voor, maar, zooals reeds gezegd werd, alleen op die deelen, die aan de buitenlucht grenzen. Zoo ziet men b.v. bij de bladen van de waterlelies, die op het water drijven, huidmondjes alleen op den bovenkant.

Jonge epidermiscellen kunnen aan hun buitenzijde gaan uitgroeien tot zoogenaamde *trichomen.* Zijn zulke uitgroeiingen zeer klein, dan doen zij zich voor als papillen, waardoor de opperhuid, met het bloote oog bezien, een fluweelachtigen indruk maakt. Zijn zij grooter, dan spreekt men in het algemeen van haren; een aantal vormen daarvan vindt men afgebeeld in fig. 39. Deze kunnen zijn ééncellig, b.v. de wortelharen, die één geheel uitmaken met de epidermiscel, waaruit zij ontstaan zijn, of meercellig en dan onvertakt of vertakt. Sterk vertakte haren zijn b.v. oorzaak van het wollige uiterlijk van de bladeren van de toortsen (fig. 39, 1) en andere planten. Wanneer een meercellig trichoom zich uitbreidt in een richting evenwijdig aan de oppervlakte van de epidermis, krijgt men deelen, die men met den naam van *schubben* (fig. 39, 5) bestempelt. Bedekking met zulke schubben kan de verdamping doen verminderen; men treft ze o.a. aan bij de duindoorn en verwante planten.

In het algemeen vindt men de meest bonte verscheidenheid van trichomen, somtijds de cellen met levenden inhoud, in andere gevallen met doode cellen, wanneer het trichoom eenmaal volwassen is. Nu eens zijn zij blijvend op een deel, dan weer vindt men ze alleen op jongere organen, terwijl zij later afgeworpen worden; zoo is het bij vele bladeren, die in den knoptoestand behaard zijn. *Borstelharen* zijn door verkalking of verkiezeling stijf en hard en beschermen sommige planten tegen den aanval van dieren; zeer bekend zijn in dit opzicht de soorten van de plantenfamilie der ruwbladigen (*Asperifoliaceae* of *Boragineae*). Zoo kan men ook onderscheiden *klimharen* aan de stengels van de hop of het kleefkruid, *zweetharen* aan vele zaden, b.v. van populieren of katoen.

Brandharen (fig. 40) treft men o.a. aan bij de brandnetel. Zij

zijn voorzien van een bolvormig opgezwollen basaal gedeelte, dat door andere cellen omgeven is en een spits toeloopende top, die ten slotte eindigt in een klein knopvormig uiteinde, dat zeer bros is en bij de geringste aanraking afbreekt; dan blijft

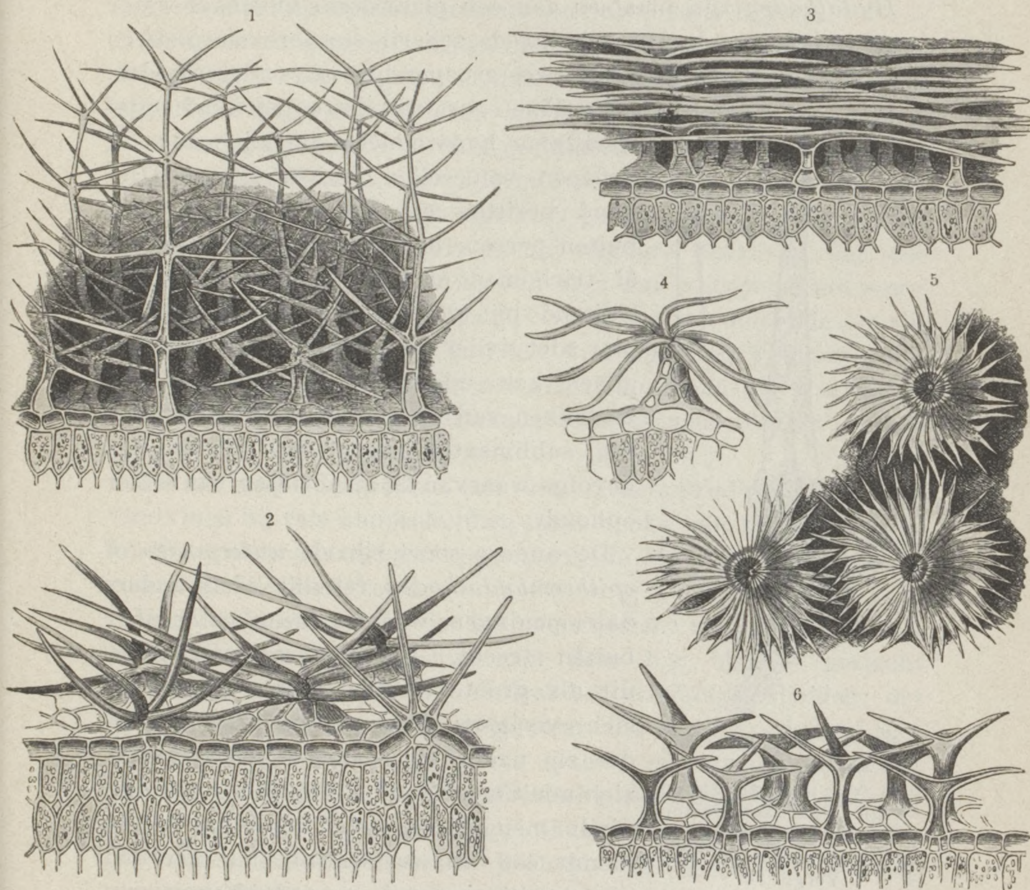


Fig. 39. Trichomen; 1 van Verbascum thapsiforme, 2 van Potentilla cinerea, 3 van Artemisia mutellina, 4 van Correa speciosa, 5 van Elaeagnus angustifolia (schubben), 6 van Aubrietia deltoides (sterharen). Naar Kerner von Marilaun.

een bajonetachtige spits staan, die gemakkelijk in de huid van een of ander dier kan dringen, terwijl tegelijkertijd de celinhoud in de zoo ontstane wond gespoten wordt en hier aanleiding is tot de bekende ontsteking.

Emergenties noemt men zulke uitgroeisels, die niet alleen uit

de opperhuid ontstaan zijn, maar waaraan ook enkele subepidermale cellen deelnemen; bekende voorbeelden zijn de stekels van de roos of de braam.

Hydathoden zijn plaatsen aan een plant, waar vloeibaar water naar buiten treedt. Het zijn steeds scherp omschreven plekken van de epidermis; men kan twee groepen hiervan onderscheiden.



Fig. 40. Brandhaar van Urtica dioica, aan den top met een licht afbrekend knopje. Daarnaast de top van een haar, waar dit knopje afgebroken is. Vergr. 70.

De éène soort zijn de zoogenaamd actief werkzame hydathoden; dat zijn cellen of groepen van cellen, die een levenden inhoud bezitten en die actief water naar buiten persen; het zijn òf epidermiscellen, òf trichomen en men vindt ze bijna uitsluitend bij tropische planten, zoodat zij hier niet nader besproken zullen worden; alleen kan opgemerkt worden, dat het bestrijken van dergelijke hydathoden met een sublimaatoplossing deze doodt, ten gevolge waarvan de afscheiding van water ophoudt.

De andere soort zijn de *waterporiën* of *epitheemhydathoden*, feitelijk niets anders dan openingen, waardoorheen water naar buiten treedt. Die openingen zien er uit als groote huidmondjes, waarvan zij zich overigens alleen onderscheiden, doordat zij, nadat zij eenmaal geopend zijn, zich nooit meer sluiten. Onder die opening vindt men een groote holte en daarin mondt een los weefsel uit, dat met den naam *epitheem* wordt aangeduid en waarin het uiteinde van een vaatbundel te vinden is, die het water naar buiten perst. Dergelijke waterporiën liggen dikwijls op de tanden van bladeren of regelmatig langs den omtrek, b.v. bij de Oost-Indische Kers (zie ook fig. 158). Het naar buiten tredende water bevat altijd anorganische bestanddeelen, die achterblijven, wanneer het water verdampt; zoo vormt zich op die plaatsen een licht wit aanslag, ten gevolge waarvan men zulke waterporiën ook zonder vergrooting vinden kan.

§ 13. Klieren.

Klieren zijn cellen of groepen van cellen, die stoffen afscheiden, welke door de plant niet verder verwerkt worden, die dus na hun afscheiding buiten het stofwisselingsproces blijven.

Men kan onderscheid maken tusschen *uit-* en *inwendige klieren;* de eerstgenoemde organen hadden ook in de vorige § onder de opperhuid besproken kunnen worden, maar het scheen beter ze in samenhang met de inwendige klieren te behandelen.

Uitwendige klieren zijn epidermiscellen of zijn daaruit ontstaan. Het afscheidingsproduct hoopt zich gewoonlijk op buiten de cel en wel tusschen de cuticula en het verdere deel van den celwand. De cuticula zit dan als een zeer dun vliesje om het secretieproduct heen en een geringe aanraking is voldoende om die cuticula te doen barsten. Vandaar dan ook, dat, wanneer zulke planten aetherische olie of hars afscheiden, men dit waarneemt door de plant aan te raken, omdat dan de geur van het product zich aan de hand meedeelt.

Dat de opperhuidcellen zelf het excretieproduct afscheiden, vindt men bij vele knopschubben (men denke aan de harsachtige knoppen der paardekastanje) en bij de kleverige stengels van sommige *Silene*-soorten.

Veel meer verspreid is het voorkomen van *klierdragende haren*. Onvertakt meercellig zijn deze b.v. bij het geslacht *Primula*, waar zij in hun eindcel het product afscheiden, dat op de huid van sommige menschen zóó sterk prikkelend kan werken, dat er een soort van eczeem ontstaat. Of wel, het zijn meer schubben. die de aetherische olie afscheiden, iets wat men o.a. aantreft bij de hop, waar deze op de vrouwelijke bloeiwijzen gezeten zijn, die juist daarom bij de bierbereiding gebezigd worden.

In aansluiting aan deze klierdragende haren zouden de *spijsverteringsklieren* der insectenetende planten genoemd kunnen worden; het is echter beter deze te behandelen bij de physiologie, in aansluiting aan de bespreking der insectivoren zelf.

Ook zou men hieronder kunnen rekenen de *nectariën* of honigafscheidende deelen van de plant. Daar zit de eigenaardigheid in den aard van het afscheidingsproduct, dat voor 60—85 % uit water bestaat, verder uit suiker, manniet, zouten, enz. Meestal

liggen deze nectariën in de bloem; men noemt ze dan *floraal;* maar ook *extraflorale* nectariën zijn bekend.

Inwendige klieren kunnen zijn *kliercellen* of *intercellulaire klieren.* Het eerstgenoemde geval doet zich voor, wanneer enkele verspreide cellen in het plantenlichaam een bepaalde stof afscheiden, b.v. aetherische olie, die dan in de cel bewaard wordt. Zoo is het b.v. gesteld met de kliercellen in den bast van de kaneel of in de vrucht van de peper. Wie dit begrip zeer algemeen neemt, rekent er ook toe cellen met looistof, of met kristallen van calciumoxalaat, zelfs wel eens zulke cellen, die een bepaald enzym afscheiden, zooals zij bij de kruisbloemige gewassen (*Cruciferen*) als *myrosinebuizen* worden aangetroffen.

Intercellulaire klieren storten hun excretieproduct uit in een intercellulaire holte, die op twee verschillende wijzen kan zijn ontstaan. De holte kan zich namelijk gevormd hebben door het splijten van een celwand, waarbij dus de cellen zelf intact blijven; men noemt deze *schizogeen.* In het andere geval worden cellen opgelost of verscheurd en er ontstaat ten gevolge daarvan een holte, die men dan *lysigeen* noemt. Deze zijn dus niet door een scherp omschreven laag van cellen omgeven.

Het excretieproduct kan zijn aetherische olie, hars of gomhars, maar ook slijm of gom. Somtijds zijn de intercellulaire klieren langgerekte kanalen, zooals de *harskanalen* der dennen (zie fig. 102), meestal zijn zij meer isodiametrisch. Bij dunne deelen, zooals bladeren, kan men ze bij doorvallend licht als fijne stipjes zien, zoo bij het St. Janskruid, of bij de *Myrtaceae.* Iedereen kent de intercellulaire klieren uit de schil van den sinaasappel; deze zijn *schizo-lysigeen* ontstaan. Voor den pharmaceut zijn belangrijk de schizogene klieren, die men in de vruchtwanden van de *Umbelliferae* aantreft, b.v. bij anijs, fenkel, enz. en die daar bekend zijn als *oliestriemen* of *vittae.*

§ 14. Vaatbundelweefsel.

Wij hebben vroeger kennis gemaakt met verschillende soorten van vaten en er toen reeds op gewezen, dat de houtvaten een bestanddeel uitmaken van het *hout* of *xyleem,* de zeefvaten van den *bast* of het *phloeem.*

Het xyleem bestaat uit houtvaten of bevat in de plaats daar-

van tracheïden; dit laatste wordt bij de meeste *Gymnospermen* gevonden. Ook kunnen bij vele hoogere planten tracheïden naast de houtvaten voorkomen. Behalve deze elementen vindt men in het hout dikwijls nog vezels zonder levenden inhoud, die zich van tracheïden onderscheiden door het gemis aan hofstippels op hun wand, terwijl daarentegen gewone of spleetstippels kunnen voorkomen; men noemt deze *houtvezels* of *libriformvezels*. Ten slotte kan men in het xyleem nog aantreffen levende cellen, die met den naam *houtparenchym* worden aangeduid.

Het phloeem bevat zeefvaten, vezels zonder levenden inhoud, die nu *bastvezels* genoemd worden en cellen met levenden inhoud, die men *bastparenchym* noemt. Bij de *Angiospermen* kunnen daarnevens nog andere elementen worden aangetroffen, die men met den naam *begeleidende cellen* bestempelt (zie fig. 20 en 24). Deze ontstaan samen met het zeefvat; er differentieert zich een reeks van langgerekte cellen, die door overlangsche wanden gedeeld worden in een centrale cel en in één of meer nauwe peripherische cellen. Alleen de tusschenschotten van die centrale cellen worden zeefvormig doorboord, zoodat deze leden van het zeefvat worden, terwijl de peripherische tot de begeleidende cellen worden. Deze onderscheiden zich van andere levende cellen door hun inhoud, daar zij veel protoplasma bevatten en ook zeer eiwitrijk zijn. Begeleidende cellen ontbreken bij de *Pteridophyten* en de *Gymnospermen*.

Een *vaatbundel* bestaat uit een xyleembundel met een of meer phloeembundels, die tot een geheel vereenigd zijn, dat zich van het omliggende weefsel scherp onderscheidt.

Sommige vaatbundels zijn omgeven door een scheede van sklerenchymvezels; men noemt dan den vaatbundel plus scheede *fibrovasaalbundel*.

Afzonderlijke xyleem- en phloeembundels vindt men alleen in de wortels. Volgens een andere wijze van voorstelling wordt aangenomen, dat deze ook daar tot een vaatbundel vereenigd zijn; dit zal nader besproken worden, wanneer de bouw van den wortel wordt behandeld.

Vaatbundels ontstaan uit *procambiumbundels*, die uit jonge min of meer meristematische cellen bestaan, die zonder nadere differentieering midden tusschen reeds bijna volwassen weefsel in liggen. Gedurende het grootste gedeelte van den lengtegroei

blijven deze procambiumbundels ongedifferentieerd met uitzondering van de plaatsen, waar de eerste aanleg van het xyleem en de eerste aanleg van het phloeem gevonden worden, die resp. met de namen *protoxyleem* en *protophloeem* bestempeld worden; van die beide plekken uit gaat de ontwikkeling van den vaatbundel verder. Het protoxyleem bestaat uit ringvaten of ook

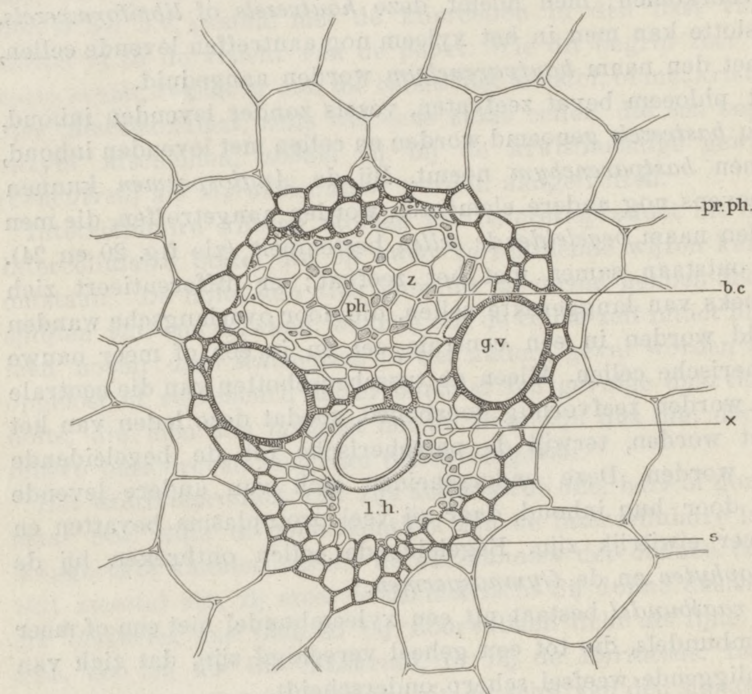


Fig. 41: Dwarse doorsnede door een gesloten collateralen vaatbundel van Zea Mais; *x* xyleem, *l.h.* lysigene holte, waartegen een ringvat ligt, *g.v.* gestippeld vat, *ph.* phloeem, *pr.ph.* protophloeem, *z* zeefvat, *b.c.* begeleidende cel, *s* scheede van sklerenchymvezels. Vergr. 250.

uit enkele spiraalvaten; deze worden later dikwijls min of meer samengedrukt, of zooals bij *Monocotylen* bij den lengtegroei zoodanig uitgerekt, dat zij scheuren, zoodat er een *lysigene holte* ontstaat, waarin dan somtijds nog enkele losse ringen terug te vinden zijn. Het protophloeem bestaat uit zeefvaten met enkele begeleidende cellen; later zwellen de wanden hiervan op, terwijl de zeefvaten door callus gesloten worden. De later

ontstane hout- en bastgedeelten noemt men *metaxyleem* en *metaphloeem.*

De meest voorkomende vaatbundels zijn de *collaterale* (fig. 41 en 42). Deze bestaan uit één enkele xyleem- en één phloeembundel, die zoodanig tegen elkaar aan liggen, dat de bast aan

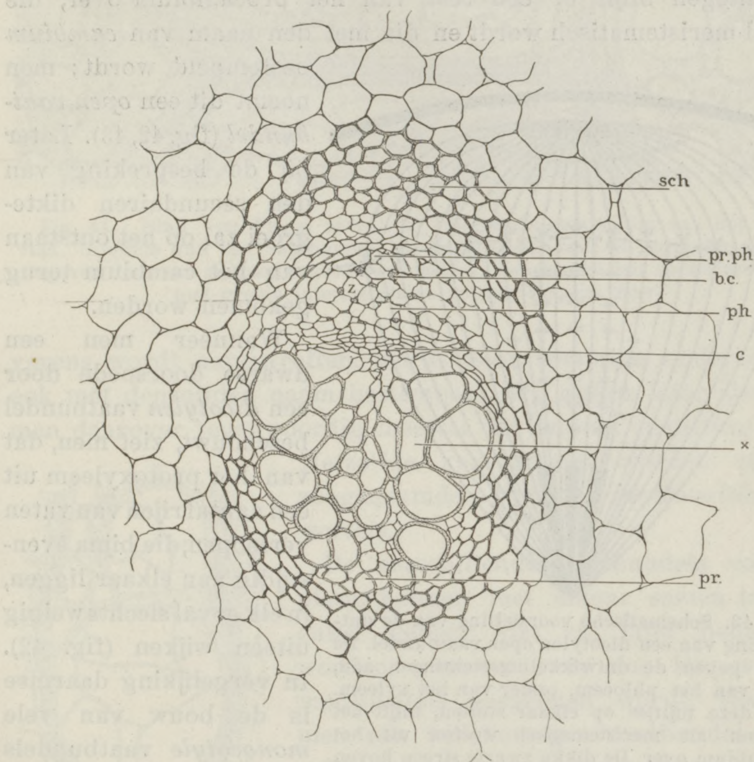


Fig. 42. Dwarse doorsnede door een collaterale open vaatbundel van Ranunculus repens; *x.* xyleem, *pr.* protoxyleem, *ph.* phloeem, *pr.ph.* protophloeem, *z.* zeefvat, *b.c.* begeleidende cel, *c.* cambium, *sch.* sklerenchymscheede. Vergr. 150.

den buitenkant, het hout aan de binnenzijde gelegen is. Daar liggen dan het protoxyleem en het protophloeem aan de twee polen, zoodat de ontwikkeling van het xyleem plaats heeft van binnen naar buiten toe, die van het phloeem in juist tegenovergestelde richting. Het komt er dus op neer, dat xyleem en phloeem naar elkaar toe groeien, waarbij langzamerhand het

procambium wordt opgebruikt; men vindt dit aangegeven in het schema van fig. 43.

Bij *Monocotylen* komt nu op die wijze ten slotte het xyleem tegen het phloeem aan te liggen; een dergelijke vaatbundel wordt *gesloten* genoemd (fig. 41). Bij *Gymnospermen* en *Dicotylen* daarentegen blijft er een rest van het procambium over, die geheel meristematisch wordt en die met den naam van *cambium* bestempeld wordt; men noemt dit een *open vaatbundel* (fig. 42, 43). Later bij de bespreking van den secundairen diktegroei zal op het ontstaan van het cambium terug gekomen worden.

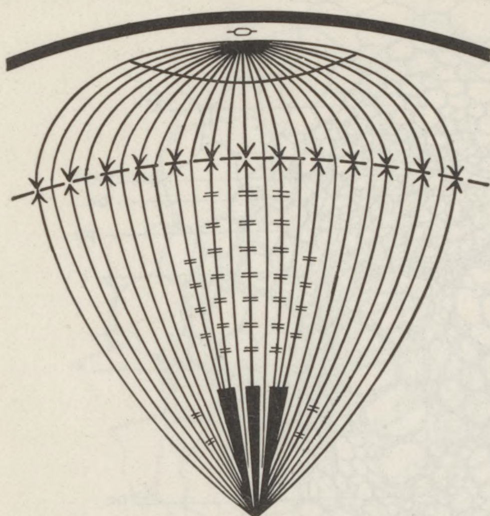


Fig. 43. Schematische voorstelling van de ontwikkeling van een dicotylen open vaatbundel. De pijltjes geven de ontwikkelingsrichtingen aan, boven van het phloeem, onder van het xyleem. Waar deze pijltjes op elkaar stuiten, blijft het cambium als meristematisch weefsel uit het procambium over. De dikke zwarte streep boven den vaatbundel is de endodermis, aan de bovenzijde van de figuur bij —⊂⊃— het protophloeem, onder aan het protoxyleem. Volgens BONNIER.

Wanneer men een dwarse doorsnede door een *dicotylen* vaatbundel beschouwt, ziet men, dat van het protoxyleem uit een aantal rijen van vaten verloopen, die bijna evenwijdig aan elkaar liggen, in elk geval slechts weinig uiteen wijken (fig. 42). In vergelijking daarmee is de bouw van vele *monocotyle* vaatbundels eenigszins anders; men ziet daar namelijk van het protoxyleem uit twee rijen van vaten sterk uiteen wijken als de twee armen van een V (fig. 41).

Bicollaterale vaatbundels worden bij enkele plantenfamilies, zooals de *Solaneae* en de *Cucurbitaceae* gevonden. Hier is nog een tweede phloeem aanwezig, dat aan de binnenzijde van het xyleem ligt, dus *mergstandig*. Tusschen het binnenste phloeem en het xyleem komt geen cambium voor.

Concentrische vaatbundels vindt men in den wortelstok van

het lelietje der dalen, in stengels van *Dracaena* en andere *Monocotylen*. Daar ligt het phloeem in het centrum, omgeven door xyleem. Het omgekeerde geval, dat in de stengels der

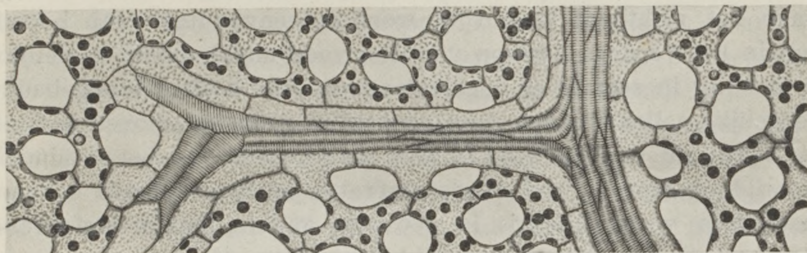


Fig. 44. Blad van Fagus sylvatica. Doorsnede evenwijdig aan het oppervlak. Uiteinde van een vaatbundel, uitsluitend bestaande uit spiraaltracheïden, omgeven door een gesloten scheede van cellen; daarbuiten het sponsparenchym met groote intercellulaire holten. Volgens KNY.

varens wordt aangetroffen, wordt door sommige onderzoekers ook met denzelfden naam bestempeld. Wij zullen later zien, dat men daarover tegenwoordig meestal een andere opvatting heeft. Hetzelfde kan gezegd worden van de zoogenaamde *radiale vaatbundels* der wortels.

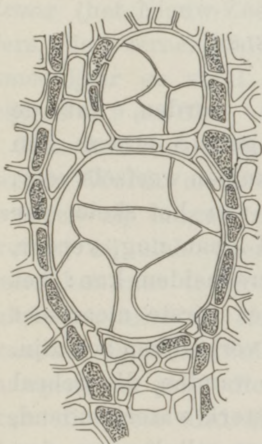


Fig. 45. Dwarse doorsnede van een tak van Robinia Pseud-acacia met thyllen in twee vaten. Vergr. 370.

De verschillende vaatbundels van een plant hangen met elkaar samen tot één enkel geheel; dat zal later behandeld worden, wanneer over den loop van de vaatbundels gesproken wordt. Wanneer men een willekeurigen vaatbundel volgt, zal men dus aan de eene zijde uitkomen in een procambiumbundel, aan den anderen kant zal men hem kunnen zien versmelten met een anderen vaatbundel. Maar men vindt toch ook, wanneer men het geheele vaatbundelstelsel van een plant nader beschouwt, plaatsen, die werkelijk als uiteinden van vaatbundels te beschouwen zijn. Deze komen voor in de bladen; de nerven zijn de dragers der vaatbundels en zooals bekend is, vertakken deze zich gewoonlijk, terwijl hier en daar *anastomosen*

kunnen voorkomen; toch vindt men daartusschen ook blind eindigende vaatbundels. De uiterste uiteinden daarvan bestaan nog maar alleen uit xyleem en wel uit spiraaltracheïden (fig. 44), iets verderop ziet men houtvezels verschijnen; het phloeem is daar, waar het zichtbaar begint te worden, eenvoudiger van bouw dan in het verdere verloop van den vaatbundel, omdat namelijk de deeling in zeefvat en begeleidende cel niet heeft plaats gehad; dergelijke cellen worden *overgangscellen* genoemd (boven in fig. 44 wordt er een zichtbaar). Nog iets verder van het uiteinde verwijderd zijn er wel reeds zeefvaten en begeleidende cellen, maar hun verhouding is in zooverre anders, dat de zeefvaten hier nauwer zijn dan de begeleidende cellen.

Bij verwonding van een vaatbundel kan zich in de *houtvaten* wondgom ophoopen, die voor afsluiting van de buitenlucht dienst kan doen. In andere gevallen gaan de parenchymcellen, die aan het vat grenzen, uitgroeien in de holte van het vat tot zoogenaamde *thyllen*, die elkaar afplatten en ten slotte het vat ook weer zoodanig opvullen, dat het op die plaats geheel gesloten is. (fig. 45).

§ 15. Mechanische weefsels.

Bij de physiologie zal later besproken worden, dat de stevigheid der plantendeelen somtijds een gevolg is van den turgor der plantencellen. Maar daarnevens komen weefsels voor, die een rol spelen, vergelijkbaar met die van het skelet der gewervelde dieren en de vergelijkbaarheid gaat nog verder, in zooverre men twee van die weefsels onderscheiden kan: het *collenchym* en het *sklerenchym*, waarvan het eerste meer met kraakbeen, het laatste met het echte been te vergelijken zou zijn.

Collenchym bestaat uit levende cellen met wanden, die geheel of ten deele verdikt zijn; deze wanden zijn sterk waterhoudend, bevatten 60—70 % water, bestaan uit zuivere cellulose en zien er onder het mikroskoop blauwachtig wit uit (zie pag. 6). Het is een weefsel, dat zeer rekbaar is, maar weinig elastisch; men treft het vooral aan in jonge zich nog strekkende deelen en in gewrichten.

Sklerenchym bestaat uit cellen, die in volwassen toestand geen levenden inhoud meer hebben. De celwanden zijn meestal

gelijkmatig verdikt (afgezien van de stippels) en daarbij sterk verhout; zij bevatten slechts weinig water (20—40 %) (zie fig. 5 en 22). *Sklerenchym* is weinig rekbaar, maar zeer buigzaam en elastisch. Men vindt het vooral als sklerenchym*vezels* in volwassen deelen. Men noemt ze dan gewoonlijk naar de plaats, waar zij voorkomen: *bastvezels*, *houtvezels*, *mergvezels*, enz. De belangrijkste mechanische beteekenis hebben de bastvezels, waarvan de lengte meestal 1—2 mM. bedraagt; langere vezels vindt men b.v. bij de jute, waar zij tot 4 mM. lang kunnen worden; die van de hennep worden langer dan 10 mM., die van het vlas hebben een lengte van 20—40 mM.; van de brandnetel heeft men er gemeten van 77 mM., bij de rameh *(Boehmeria nivea)* van 220 mM.

Dat zulke vezels inderdaad voldoen aan hooge mechanische eischen, is gebleken uit proeven van SCHWENDENER. Deze heeft bepaald, bij welke belasting die vezels doorscheuren en hij vond daarbij per vierkanten millimeter diameter een gewicht van 16,3 K.G. voor vezels van *Hyacinthus*, terwijl deze cijfers waren: voor vezels van *Dracaena indivisa* 21,8, voor die van *Phormium tenax* (het Nieuw-Zeelandsche vlas) zelfs 25,0 K.G. Dat zijn cijfers, die overeenkomen met die van het zilver (20), terwijl alleen smeedijzer en staal veel vaster zijn; hier toch bedragen deze cijfers 40,9 en 82,0.

Men kan nu echter nog iets anders van deze vezels willen weten. Wordt er aan zulke vezels een gewicht gehangen, dan worden zij langer, maar ten gevolge van hun elasticiteit verkorten zij zich weer, wanneer dit gewicht verwijderd wordt, mits het niet te groot is geweest; of, zooals men het ook wel uitdrukt, mits de *elasticiteitsgrens* niet overschreden is. Men kan nu bepalen, welk gewicht men aan zulk een vezel moet hangen om juist die elasticiteitsgrens te overschrijden en men kan dit weer uitdrukken in K G. per vierkante mM. doorsnede. In de tweede plaats kan men zich afvragen, hoe groot de verlenging is bij die elasticiteitsgrens, b.v. uitgedrukt op 1000 lengteeenheden. SCHWENDENER vond voor deze beide cijfers bij *Dracaena indivisa* 17,0 en 17,0, bij *Phormium tenax* 20,0 en 13,0, bij *Hyacinthus orientalis* 12,3 en 50,0, bij *Nolina recurvata* 25,0 en 14,5. Plaatst men daarnaast nu eenige dergelijke cijfers voor sommige metalen, dan vindt men voor koper 12,1 en 1,0, voor smeedijzer

13,1 en 0,67, voor staal 24,6 en 1,20. M. a. w. er is geen enkel metaal, dat de plantenvezels in dit opzicht overtreft, in het bizonder zijn deze alle veel rekbaarder.

Ter vergelijking kan hier gezegd worden, dat cellulosewanden reeds doorbreken, wanneer er op een doorsnede van 1 vierkanten millimeter een gewicht gehangen wordt van 1 K.G. Er blijkt dus wel duidelijk, dat aan gewone cellulosewanden geen mechanische beteekenis kan worden toegekend.

Dat plantendeelen dikwijls een groote buigingsvastheid bezitten, is aan iedereen bekend; toch is het goed, dit nog eens met een concreet voorbeeld te illustreeren. Een roggehalm kan 1,5 M. hoog worden, terwijl de diameter aan den voet ongeveer 3 mM. bedraagt; de lengte is dus 500 maal de diameter aan de basis. Vergelijkt men daarmede menschelijke bouwwerken, dan kan opgemerkt worden, dat hooge schoorsteenen in het algemeen 12—15 maal langer dan dik zijn. Of wil men het anders aangegeven hebben, dan zou de domtoren te Utrecht, wanneer deze gebouwd was als de roggehalm, aan den voet een diameter moeten hebben van ongeveer 2 dM. Wanneer men daarbij nu nog bedenkt, dat een roggehalm de zware aar te torschen heeft, dan kan men eenig denkbeeld krijgen van de enorme mechanische eischen, waaraan zelfs kruidachtige plantenstengels hebben te voldoen.

In het algemeen zal men vinden, dat bladen buigingsvast zijn in een richting loodrecht op het bladvak, stengels in elke dwarse richting. Longitudinale drukking ondervindt een stengel wel nooit, omdat de belasting, van hetgeen daarboven zit (de bladermassa, de kroon), rondom nooit overal even groot is.

Er zijn nu gevallen bekend geworden, waar bij planten de ligging van de mechanische elementen van dien aard is, dat die buigingsvastheid verkregen is met verbruik van zoo weinig mogelijk materiaal. Men houde echter in het oog, dat, al moge dit vooral bij *Monocotylen* dikwijls worden aangetroffen, toch in vele gevallen van een dergelijk zuinigheidsprincipe niets te constateeren valt.

Ten einde duidelijk te maken, waar het hier om gaat, is het noodig, iets te zeggen omtrent de buigingsvastheid van balken. Wanneer een balk aan zijn beide uiteinden wordt ondersteund, terwijl aan het midden getrokken wordt door er een gewicht

aan te hangen, dan zal de balk iets doorbuigen. Daarbij verlengt zich de onderkant, terwijl de bovenkant zich verkort. Daartusschen vinden wij dan de zoogenaamde *neutrale vezel,* die even lang blijft en die dus desnoods uit veel minder sterk materiaal behoeft te bestaan dan de verdere balk. De mensch construeert daarvoor de zoogenaamde dubbele T-balken (fig. 46).

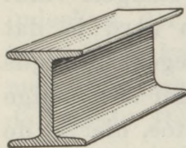


Fig. 46.
Dubbele T-balk.

Beschouwt men nu doorsneden door bladen, dan ziet men daar ook dikwijls een reeks van dubbele T-balken, waar aan boven- en onderzijde sklerenchym-massa's voorkomen, terwijl het midden opgevuld wordt door het

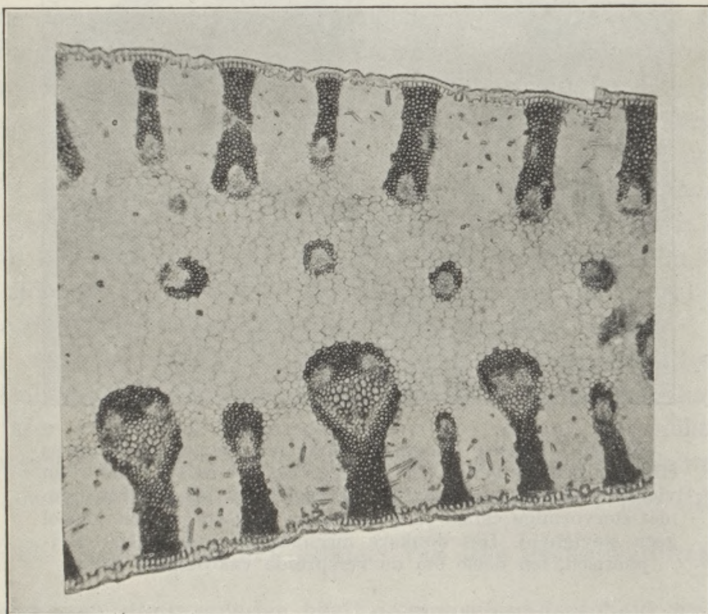


Fig. 47. Dwarse doorsnede door een blad van Dasylirion acrotrichum. Het mechanische weefsel, dat de vaatbundels gedeeltelijk omgeeft en er ten deele tegen aan ligt, is donker getint. Het midden van het blad bestaat uit los, niet mechanisch weefsel, ter weerszijden daarvan liggen stukken van dubbele T-balken.

weefsel van den vaatbundel of door nog zachter parenchym-weefsel (fig. 47).

Combineert men eenige van die dubbele T-balken, dan krijgt

men buigingsvastheid in meer dan één richting en wanneer men dit aantal steeds grooter neemt, komt men op die wijze ten slotte tot de holle buis. Bij vele monocotyle stengels vindt men nu inderdaad een struktuur, die van dien aard is, dat de mechanische weefsels peripherisch zijn gelegen, somtijds zelf tot een buis versmolten, waardoor de stengel de noodige buigingsvastheid verkrijgt. De ruimte laat niet toe, hier al de

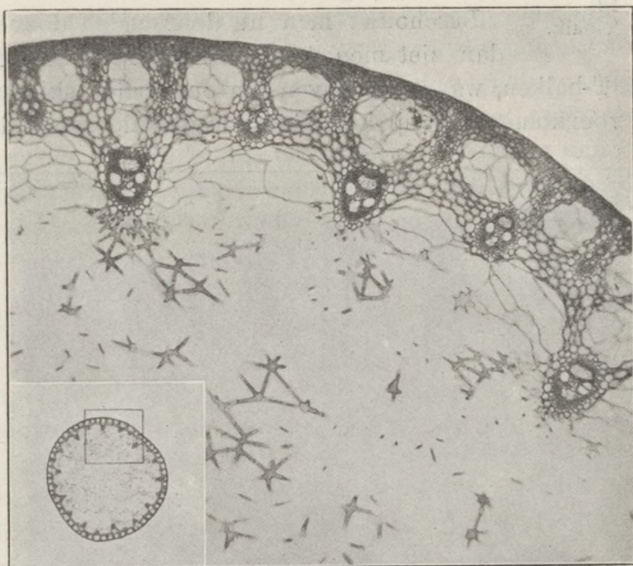


Fig. 48. Dwarse doorsnede door een stengel van Juncus effusus, links onderaan in zijn geheel; het stukje, door een vierkant aangegeven, sterker vergroot. Het losse parenchym met stervormige cellen in het midden verleent in het geheel geen stevigheid. Het donkere mechanische weefsel ligt peripherisch, ten deele om de verspreide vaatbundels heen.

verschillende mogelijkheden, die in de natuur verwerkelijkt zijn, te vermelden; daarom worde hier alleen verwezen naar fig. 48.

Het spreekt verder wel haast vanzelf, dat, wanneer men deelen in de natuur aantreft, die zich zeer gemakkelijk buigen kunnen, reeds van te voren verwacht kan worden, dat daar de mechanische weefsels niet peripherisch geplaatst zijn; men ziet dat inderdaad, b.v. bij wortels of bij gewrichten van grassen.

§ 16. ASSIMILEEREND WEEFSEL.

Het zal wellicht uit het voorgaande gebleken zijn, dat de indeeling der weefsels, die hier gevolgd wordt, een eenigszins hybridisch karakter heeft. Ten deele worden daarbij zuiver morphologische kenmerken gevolgd, ten deele geschiedt dit naar de functie. Hoewel die functie natuurlijk een gevolg is van den bouw van het weefsel en men dus op die wijze de indeeling zou kunnen verdedigen, wordt hier toegegeven, dat er wel het een en ander tegen de hier gevolgde methode is in te brengen; zij wordt uitsluitend gebezigd uit praktische overwegingen.

Zeer sterk physiologisch getint is het assimileerende weefsel. Daaronder wordt dan verstaan zulk weefsel, dat in staat is CO_2 op te nemen en onder den invloed van het licht om te zetten in koolhydraat en zuurstof. Dit weefsel wordt gekarakteriseerd door de aanwezigheid van chlorophyl; het zijn levende cellen met goed doorlaatbare, niet verdikte wanden, terwijl intercellulaire holten de gaswisseling met de atmosfeer mogelijk maken.

Het assimileerende weefsel ligt natuurlijk tamelijk peripherisch, dus daar, waar de grootste hoeveelheid licht te krijgen is. Men vindt het in zijn krachtigste ontwikkeling in de bladen, maar somtijds speelt het ook in stengels een groote rol, vooral daar, waar de bladen tot kleine schubbetjes zijn gereduceerd.

In wortels vindt men in het algemeen geen assimileerend weefsel, maar toch zijn er uitzonderingen in die gevallen, die wij later nog zullen bespreken, waar wortels aan het licht zijn blootgesteld. Er zijn zelfs gevallen, waar het assimileerende weefsel van een plant uitsluitend in die wortels gelegen is (zie fig. 61).

§ 17. BESPREKING DER DEELEN VAN HET PLANTENLICHAAM.

Reeds zeer lang geleden heeft de mensch onderscheid gemaakt tusschen wortels, stengels en bladen en de vraag, die zich hier voordoet, is deze, of dergelijke deelen inderdaad bij alle planten worden aangetroffen en of men die steeds van elkaar kan onderscheiden.

Het spreekt wel haast vanzelf, dat men bij de laagste ééncellige planten geen onderscheid kan maken tusschen wortel, stengel en blad, tenzij de plant zich zóó ontwikkelt, als de vroeger reeds genoemde *Caulerpa* (zie fig. 20), waar sommige onderzoekers

werkelijk de aanwezigheid van de genoemde deelen aannemen. De groote meerderheid der plantkundigen denkt hier echter alleen aan schijnbare uitwendige overeenkomst zonder genetisch verband, houdt dus deze deelen niet voor homoloog met die van de hoogere planten.

Voor al die lagere planten gebruikt men in het algemeen om het plantenlichaam aan te duiden, het woord *thallus* of *loof*, waarmee dus ook de naam *Thallophyten* of *Loofplanten* samenhangt.

Bij vele levermossen is evenmin veel anders te zien dan een weefsel, dat niet gedifferentieerd is in stengel en blad, dat men met den naam thallus moet aanduiden, maar er komen er ook een aantal voor, waar men duidelijke stengeltjes met blaadjes kan aantreffen (zie fig. 221); hetzelfde geldt voor de gewone mossen (zie fig. 222). Toch is er aanleiding om aan te nemen, dat deze deelen niet homoloog zijn met stengel en blad van de hoogere planten, niet alleen, omdat zij in bouw zoo sterk daarvan afwijken, maar vooral, omdat zij op een andere *generatie* worden aangetroffen dan bij de hoogere planten. Pas wanneer wij over de voortplanting spreken, zal er nader hierop kunnen worden ingegaan, omdat dan pas het verschijnsel van de generatiewisseling uitvoerig besproken kan worden.

Er zijn wel enkele hoogere planten, waar men evenmin onderscheid kan maken tusschen wortel, stengel en blad, ja, waar men zelfs wel eens neiging krijgt van thallus te spreken; b.v. bij een soort van eendekroos, dat men als kleine bolletjes in onze slooten vinden kan, de *Lemna arhiza.* Toch kan aangetoond worden, dat deze plant verwant is met andere soorten van eendekroos (o.a. door het voorkomen van bloemen), zoodat het weefsel hier niet de morphologische waarde van een thallus heeft.

Een bespreking van het thallus der lagere gewassen zou neerkomen op een systematische behandeling van al die planten, omdat er zeer weinig algemeens van te zeggen valt; daarvan zal hier dus worden afgezien. Wij beperken ons verder bij de behandeling der morphologie tot de hoogere planten, te beginnen met de *Pteridophyta* of *Varenachtigen.*

Daar wordt onderscheid gemaakt tusschen *wortel* en *spruit.* Dit onderscheid zal wellicht het gemakkelijkst gevoeld worden, wanneer uitgegaan wordt van den bouw van een jong zaad van

een *dicotyle* plant b.v. van het herderstaschje (*Capsella Bursa Pastoris*); ik verwijs naar de fig. 49.

Wanneer men een jong zaad van deze plant opent, vindt men daarin liggen een draadvormig deel, den *kiemdrager,* uit een rij van cellen bestaande en daaraan verbonden de *kiem* of het *embryo.* Dit geheel is ontstaan uit de bevruchte eicel. De kiem is oor-

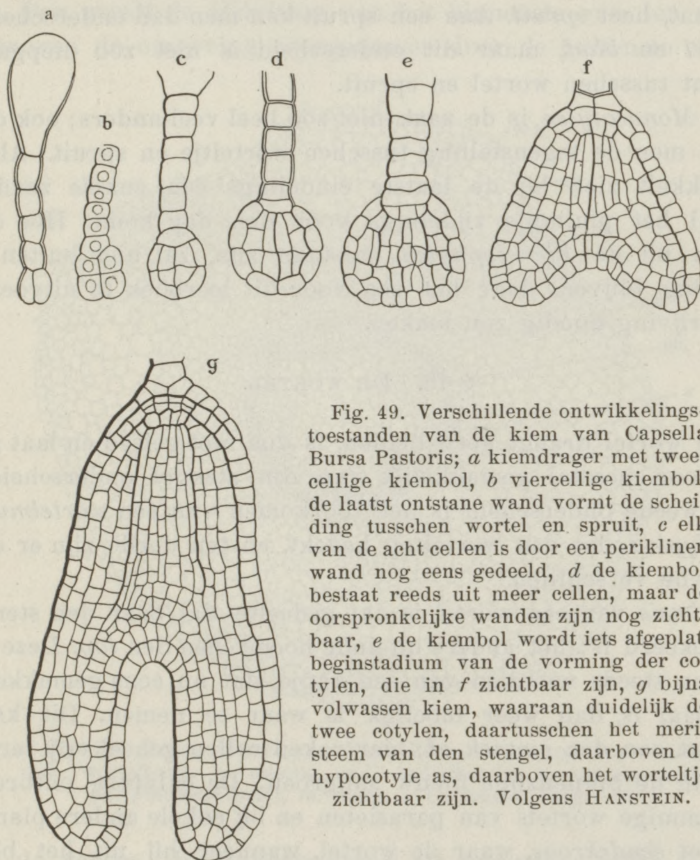


Fig. 49. Verschillende ontwikkelingstoestanden van de kiem van Capsella Bursa Pastoris; *a* kiemdrager met tweecellige kiembol, *b* viercellige kiembol, de laatst ontstane wand vormt de scheiding tusschen wortel en spruit, *c* elk van de acht cellen is door een periklinen wand nog eens gedeeld, *d* de kiembol bestaat reeds uit meer cellen, maar de oorspronkelijke wanden zijn nog zichtbaar, *e* de kiembol wordt iets afgeplat, beginstadium van de vorming der cotylen, die in *f* zichtbaar zijn, *g* bijna volwassen kiem, waaraan duidelijk de twee cotylen, daartusschen het meristeem van den stengel, daarboven de hypocotyle as, daarboven het worteltje zichtbaar zijn. Volgens Hanstein.

spronkelijk ééncellig en bolvormig, voor zoover zijn oppervlak vrij is. Bij de verdere ontwikkeling gaat die kiem zich nu deelen en daarbij ontstaat al spoedig een wand evenwijdig aan de celwanden, die in den kiemdrager voorkomen (fig. 49*b*). Uit de zoo gevormde twee helften van den bol vormen zich nu door verdere celdeelingen verschillende dingen. Het gedeelte, dat naar den kiemdrager toegekeerd is, ontwikkelt zich tot *worteltje* of

radicula, het tegenovergestelde deel tot *pluimpje* of *plumula.* Daaraan ziet men zijdelings al spoedig twee *zaadlobben* of *cotylen* aangelegd worden (fig. 49*f* en *g*), het eerste bladpaar; daartusschen ligt het eigenlijke pluimpje, daaronder de zoogenaamde *hypocotyle as.* Alles, wat zich nu uit het worteltje ontwikkelt, noemt men *hoofdwortel* met *zijwortels,* wat er uit het pluimpje ontstaat, heet *spruit.* Aan een spruit kan men dan onderscheiden *stengel* en *blad,* maar dit onderscheid is niet zoo diepgaand als dat tusschen wortel en spruit.

Bij *Monocotylen* is de zaak niet zoo heel veel anders; ook daar vindt men de tegenstelling tusschen worteltje en spruit. Alleen ontwikkelt zich bij de laatste eindelings één enkele zaadlob, terwijl het pluimpje zijdelings voor den dag komt. Hoe deze deelen bij de *Pteridophyten* ontstaan zijn, zal hier buiten bespreking blijven, daar het een voor dit leerboek te uitvoerige beschrijving noodig zou maken.

§ 18. De wortel.

Een wortel draagt geen bladen, is dus niet geleed en laat zich daardoor meestal gemakkelijk van een stengel onderscheiden. Een tweede onderscheid is het voorkomen van een *wortelmutsje* of *calyptra,* dat den worteltop bedekt, en ten derde zijn er anatomische verschillen.

De *basis* van een wortel is dat gedeelte, dat naar den stengel toe gekeerd is; het andere uiteinde noemt men den *top.* Deze top is bijna steeds voorzien van een kapje, dat nu eens gemakkelijk zichtbaar is, dan weer moeilijk is waar te nemen. Dit kapje schuurt aan den omtrek af; hier raken cellen geheel vrij, terwijl het aan de binnenzijde nieuw aangroeit. De calyptra ontbreekt bij sommige wortels van parasieten en bij enkele andere planten b.v. het *eendekroos,* waar de wortel, wanneer hij uit het bladachtige weefsel te voorschijn komt, een gedeelte van dit weefsel als kapje meeneemt. Daarbinnen nu is van een echte calyptra niets te vinden. Men zie voor een afbeelding van een calyptra de fig. 97, die later besproken wordt, wanneer het ontstaan van nieuwe deelen bij wortels behandeld wordt.

Wanneer men een dwarse doorsnede door een jongen wortel maakt (fig. 50), ziet men, dat deze bestaat uit een epidermis, die

één enkele laag cellen dik is, daarop volgt de *schors*, terwijl het binnenste gedeelte den naam draagt van *centrale cilinder* of *stele*.

De *opperhuid* bestaat uit dunwandige cellen, die zonder intercellulaire holten aan elkaar grenzen en die al of niet uitgegroeid kunnen zijn tot wortelharen. Vrij spoedig sterven deze epidermiscellen en daarmee dus ook de wortelharen, wanneer zij er zijn. Dan wordt de afsluiting van het binnenste van den wortel tegenover de omgeving overgenomen door de buitenste cellaag

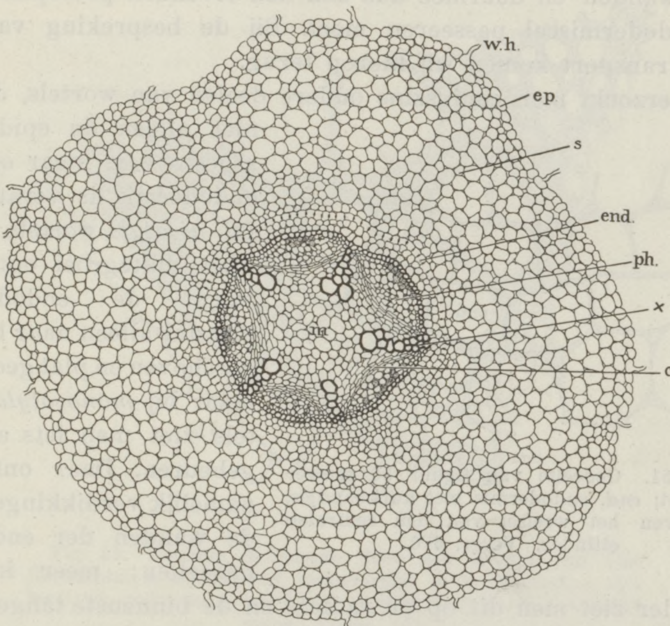


Fig. 50. Jonge wortel van Vicia Faba, dwars; *ep.* opperhuid, *w.h.* wortelhaar, *s.* schors, *end.* endodermis, *x.* xyleemstraal, *ph.* phloeembundel, *m.* merg, *c.* cambium. Vergr. 60.

van de schors, die ondertusschen uit verkurkte cellen is gaan bestaan, de *exodermis*.

Over de *schors* valt overigens weinig te zeggen, dan alleen, dat de struktuur gewoonlijk parenchymatisch is, dat het dus levende cellen zijn, die intercellulaire holten tusschen zich open laten. Alleen de binnenste laag van schorscellen, die *endodermis* of *kernscheede* genoemd wordt, onderscheidt zich door de afwezigheid van intercellulaire holten. Bovendien ziet men in

fig. 50, maar nog beter in fig. 51, dat op de radiale wanden een eigenaardig donker plekje voorkomt. Het is gebleken, dat dit een plaats van den celwand is, die verkurkt is en die als een doorloopende band niet alleen op de radiale wanden, maar ook op de dwarse wanden gevonden wordt. Dit kurkbandje omgeeft dus de geheele cel en maakt het doorgaan van water door die celwanden onmogelijk of ten minste moeilijk, zoodat water, dat van de schors naar den centralen cilinder wil gaan, de tangentiale wanden en daarmee dus ook den levenden protoplast van de endodermiscel passeeren moet. Bij de bespreking van het watertransport komen wij hierop terug.

Onderzoekt men eenigszins oudere deelen van wortels, dan is niet alleen de epidermis afgestorven, maar ook de endodermis is veranderd. Bij *dicotyle* wortels, waar later diktegroei optreedt, wordt de endodermis meestal alleen naar buiten geschoven en plat gedrukt; maar bij *monocotyle* wortels ziet men iets anders gebeuren. Daar ontstaan namelijk verdikkingen aan de wanden der endodermiscellen; meer in het bizonder ziet men dit op de radiale en de binnenste tangentiale wanden (zie fig. 52). Die wandverdikkingen zijn ten deele verkurkt, maar vooral verhout, laten dus geen water meer door, ten gevolge waarvan de celinhoud sterft. Alleen op enkele plekken blijven hier en daar levende cellen met onverdikte wanden bestaan, de zoogenaamde *doorlaatcellen* (*d* in fig. 52).

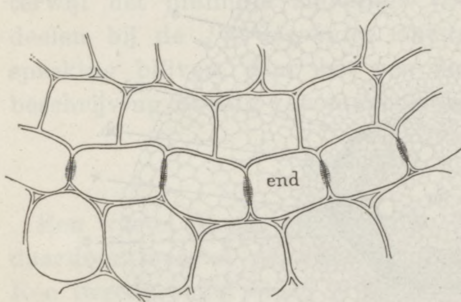


Fig. 51. Gedeelte van figuur 50 sterker vergroot; *end.* endodermis met kurkbandjes, daarboven het weefsel van den centralen cilinder. Vergr. 670.

De buitenste laag van cellen van den centralen cilinder is parenchymatisch en draagt den naam *pericykel* of *pericambium* (*p* in fig. 52). Wij zullen later zien, dat hier de zijwortels worden aangelegd.

Binnen het pericykel liggen een zeker aantal xyleemstralen (in fig. 50 b.v. 5), afwisselend met phloeembundels, terwijl het centrum ingenomen kan zijn door een *merg*, dat meestal paren-

chymatisch is (*m* in fig. 50), maar dat ook verhout kan zijn (*m* in fig. 52). In andere gevallen loopen de xyleemstralen naar het midden door, zoodat een merg ontbreekt.

De xyleemstralen bestaan ten deele uit vaten, die, zooals uit de figuren duidelijk blijkt, van de peripherie naar het midden toe langzamerhand wijder worden, zoodat dus dit xyleem zich ontwikkeld heeft van buiten naar binnen toe. Een onderzoek van de procambiumbundels toont, dat deze conclusie juist is en

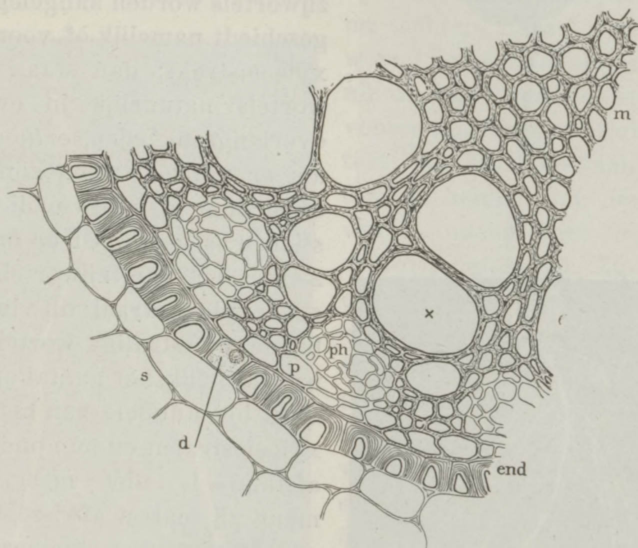


Fig. 52. Dwarse doorsnede door een wortel van Iris florentina; *s.* schors, *end.* endodermis, *d.* doorlaatcel, *x.* xyleem, *ph.* phloeem, *p.* pericykel, *m.* sklerenchymatisch verdikt merg. Vergr. 150.

tevens, dat ook het phloeem zich van buiten naar binnen ontwikkelt.

De hier gegeven voorstelling van den bouw van een wortel is afkomstig van VAN TIEGHEM en zijn leerlingen; de oudere opvatting sprak van een radialen vaatbundel in den wortel.

Opgemerkt kan nog worden, dat de doorlaatcellen in de endodermis steeds gelegen zijn vóór een xyleemstraal (zie fig. 50).

Zijwortels ontstaan op vrij aanzienlijken afstand van den top in een deel van den wortel, waar de lentegroei reeds tot stilstand gekomen is. Zij ontstaan *akropetaal*, d. w. z., dat de jongste

zijwortels het dichtst bij den top gelegen zijn en dat men, naarmate men zich verder van daar verwijdert, steeds oudere wortels aantreft.

In tegenstelling met zijspruiten ontstaan zijwortels altijd *endogeen*, dus binnen in het weefsel van den wortel; daarbij is er een verband tusschen de xyleemstralen en de plaats, waar de zijwortels worden aangelegd. Dat geschiedt namelijk òf voor elken xyleemstraal; dan staan de zijwortels natuurlijk in evenveel overlangsche rijen, *orthostichen*, als er xyleemstralen zijn en de onderlinge afstand van die orthostichen is gelijk. Of er ontstaan 2 reeksen van zijwortels voor elken xyleemstraal; dit vindt men bij de tweestralige wortels. Dan is natuurlijk het aantal orthostichen het dubbele van het aantal xyleemstralen en hun onderlinge afstand is niet meer gelijk, maar zij maken afwisselend een grootere en een kleinere hoek met elkaar. Over de richting van hoofd- en zijwortels zal pas bij de physiologie gesproken worden, wanneer over den invloed van de zwaartekracht op den groei gehandeld wordt; het spreekt wel vanzelf, dat die richting van grooten invloed is op het uiterlijk van een wortelstelsel (fig. 53, waar de orthostichen vrij goed zichtbaar zijn).

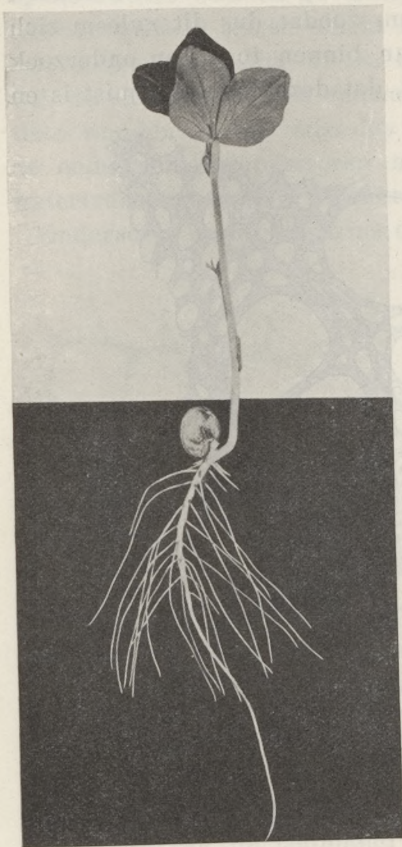


Fig. 53. Wortelstelsel van een dicotyle plant; wortel met zijwortels van Vicia Faba.

Zooals vroeger reeds gezegd werd, noemt men het uitgegroeide worteltje van de kiem *hoofdwortel;* deze kan natuurlijk weer meer of minder zijwortels dragen. Bij meerjarige planten is de

hoofdwortel ook meerjarig ten gevolge van secundairen diktegroei, die later behandeld zal worden. Bij onze boomen gaat echter de penvorm van den hoofdwortel dikwijls later verloren, soms nemen zijwortels de functie over en op deze wijze ontstaat een plat, koekvormig wortelstelsel; dikwijls staat dit echter ook in verband met den stand van het grondwater, dat een verdere ontwikkeling van de wortels onmogelijk maakt.

Bij alle *Monocotylen* en ook bij een aantal *Dicotylen* treden nu echter naast den hoofdwortel spoedig wortels op, die uit de basis van den stengel te voorschijn komen. Zulke wortels, die hun ontstaan niet te danken hebben aan den hoofdwortel, noemt men *bijwortels* of *adventiefwortels*. Zij vormen dus een belangrijk deel van het wortelstelsel van een *Monocotyl*. Het onderscheid in beworteling tusschen b.v. een graanplant en een boon is dan ook zeer opvallend en reeds in jongen toestand te zien, zooals uit fig. 54 blijkt.



Fig. 54. Kiemplantje van haver; bijwortels van een monocotyle plant met wortelharen.

De bijwortels, die aan stengels ontstaan, zijn dikwijls reeds lang aangelegd, voordat zij voor den dag komen; men spreekt dan van *wortelbeginsels*. Vooral daaraan is in vele gevallen duidelijk te zien, dat er een zeker verband bestaat tusschen de inhechting der bladen en de plaats, waar de bijwortels voor den dag komen. Zoo vindt men ze bij grassen ringvormig boven den knoop in een of meer rijen.

Bij varens ontstaan bijwortels uit den voet van den bladsteel; vooral bij boomvarens omgeven zij den stengel in een dichte massa en werken daardoor mede tot het ontstaan van den indruk van een dikke stam, die dan echter slechts schijn is.

Wortellooze planten komen niet veel voor. Onder de varens zijn het b.v. de *Hymenophyllaceae*, verder *Salvinia;* dan zijn er een paar wortellooze *Orchideae*, terwijl *Lemna arhiza* reeds vroeger genoemd werd. In zulke gevallen wordt de waterabsorbeerende functie der wortelharen overgenomen door andere haren, die men *rhizoiden* noemt.

Ten slotte moet er op gewezen worden, dat wortels nu en dan knoppen kunnen voortbrengen. Een enkele maal is het de top van den wortel, die in een spruit verandert (b.v. bij *addertong, Ophioglossum* en bij de bleekgele *Orchidee Neottia Nidus avis*). Maar veel meer komt het voor, dat wortelknoppen zijdelings ontstaan, o.a. bij vele *Dicotylen.* Wanneer deze knoppen dan uitloopen, krijgt men den zoogenaamden *wortelopslag*, die bij sommige boomen zeer opvallend kan zijn.

§ 19. Metamorphosen van wortels.

Bij verschillende planten komen wortels voor, die bepaalde veranderingen van uitwendigen vorm en inwendigen bouw hebben ondergaan en die dientengevolge een andere functie hebben dan de gewone aardwortels. Enkele van de belangrijkste zullen hier achtereenvolgens besproken worden.

Wortelknollen zijn onderaardsche wortels, die bewaarplaats van reservevoedsel zijn geworden en die bovendien voor de vermenigvuldiging van de plant dienst doen, daar zij in verbinding staan met knoppen. Men vindt ze b.v. bij het speenkruid *(Ficaria ranunculoides)* en bij een aantal van onze gewone aardorchideën. In dit laatste geval (zie fig. 55) kan men waarnemen, hoe in den oksel van een van de laagste stengelbladen een knop wordt aangelegd, die bijwortels gaat vormen; deze zwellen op, vullen zich met reservevoedsel en blijven in verbinding met de genoemde knop. Gedurende den zomer maakt de plant in dezen vorm haar onderaardsche rustperiode door; in het najaar begint dan de knop langzamerhand uit te loopen onder verbruik van het reservevoedsel. Dat proces gaat tijdens den winter langzaam verder, totdat in het voorjaar de spruit boven den grond voor den dag komt. De wortelknol is dan verschrompeld, maar ondertusschen is er weer een nieuwe aangelegd op de wijze, die zooeven beschreven werd.

Knolvormige wortels onderscheiden zich van wortelknollen, doordat zij niet voor de vermenigvuldiging zorg dragen, maar, vooral bij tweejarige planten, alleen als bewaarplaats van reservevoedsel dienst doen; men vindt ze b.v. bij bieten en rapen. De dahliaknollen zijn eigenlijk ook niet veel anders; de naam wortelknol, daaraan gegeven, is niet juist, daar zij geen knop bevatten en dan ook alleen voor vermenigvuldiging van de dahlia

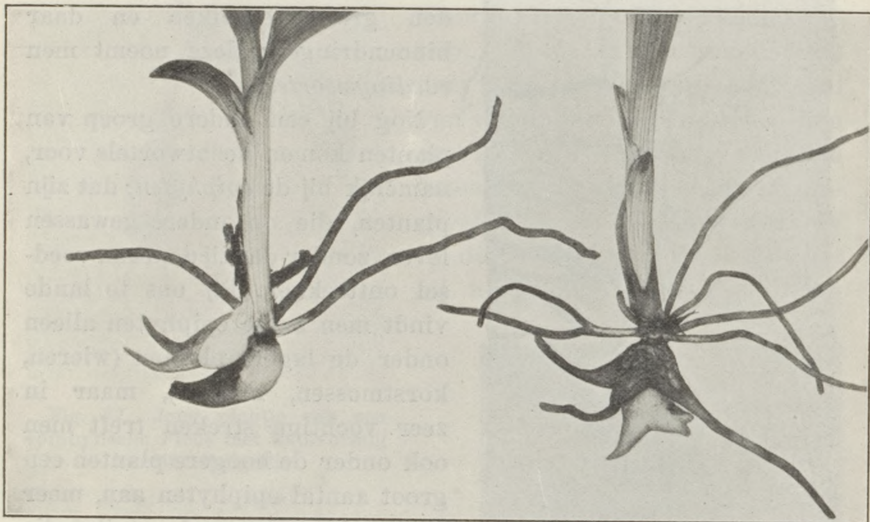


Fig. 55. Onderste deel van een plant van Orchis latifolia. De twee handvormig ingesneden wortelknollen zijn te zien. Rechts ligt de oude wortelknol boven; deze wordt door de zich ontwikkelende plant langzamerhand leeggezogen. Links is de jonge knol overlangs doorgesneden, zoodat de knop, die er mee in verbinding staat, te zien is; deze zal tot de volgende generatie uitloopen.

kunnen gebezigd worden, wanneer zij met een stuk stengel worden overgeplant.

Alle wortels, die zich in de lucht ontwikkelen, worden bestempeld met den naam van *luchtwortels*. Het spreekt wel van zelf, dat men hier meestal te doen heeft met bijwortels.

Wanneer luchtwortels dienst doen, om een stengel aan een of ander substraat te bevestigen, noemt men ze *hechtwortels*. Men vind ze o.a. bij sommige klimplanten, die in verband daarmee den naam gekregen hebben van *wortelklimmers*. Bij ons vindt men hiervan slechts één enkele vertegenwoordiger, de gewone

klimop (*Hedera Helix*, zie fig. 84), maar in de tropen komen tal van soorten van wortelklimmers voor. Als voorbeeld wijs ik op allerlei *Araceae*, zooals die, welke in fig. 56 afgebeeld is, waar men lange hechtwortels ziet, die horizontaal om den stam van den steunboom heenloopen en daarnevens andere wortels, die naar beneden groeien en die ten slotte den grond bereiken en daar binnendringen; deze noemt men *voedingswortels*.



Fig. 56. Een klimmende Aracee, Philodendron melanochrysum, groeiende tegen den stam van een Canariumboom. De stengel zit met touwvormige hechtwortels aan den stam vast; deze ontstaan in de nabijheid der knoopen. Naast den stengel ziet men voedingwortels naar beneden groeien. De stengel is boven dikker dan beneden.

Nog bij een andere groep van planten komen hechtwortels voor, namelijk bij de *epiphyten;* dat zijn planten, die op andere gewassen leven, zonder dat zij daaraan voedsel onttrekken. Bij ons te lande vindt men zulke epiphyten alleen onder de lagere planten (wieren, korstmossen, mossen), maar in zeer vochtige streken treft men ook onder de hoogere planten een groot aantal epiphyten aan, meer in het bizonder onder zulke, die voorzien zijn van zaden of sporen, die gemakkelijk door den wind of door vogels verspreid worden. Vooral Insulinde en het Amazonegebied behooren tot de plekken op aarde, die bizonder rijk zijn aan epiphyten; daarbij zijn het dan vooral de varens, de *Orchideae* en in Amerika de *Bromeliaceae*, die uitmunten door tal van epiphytische soorten; daarnevens ook de *Araceae* en eenige andere plantenfamilies.

Epipythen nu zijn aan hun substraat vastgehecht met behulp van hechtwortels, maar zij kunnen daarnevens ook voorzien zijn van voedingswortels, die later de verbinding met de aarde tot

stand brengen. Zulke planten leven dus eigenlijk alleen in het eerste stadium van hun ontwikkeling zuiver epiphytisch, later niet meer; men noemt ze daarom ook wel *hemi-epiphyten*. Het meest bekende voorbeeld leveren verschillende soorten van het geslacht *Ficus*, die eerst een klein epiphytisch plantje vormen met een klein knolletje, dat als waterreservoir dient doet (fig. 57), terwijl later tal van voedingswortels naar beneden groeien, die den stam van den boom, waarop de *Ficus* groeit, omgeven (fig. 58) en dezen zoodanig in de verdrukking brengen, dat hij te gronde gaat. Men krijgt zoodoende den indruk, dat de *Ficus* van den bodem opgegroeid is (fig. 59). Zulke boomwurgende *Ficus*-soorten worden op Java in het algemeen met den naam *waringin* bestempeld.



Fig. 57. Jong plantje van een epiphytische Ficus met knolvormig verdikt stengeltje.



Fig. 58. Boomwurgende Ficus, een Radermachera gigantea omklemmend in het oerbosch op het Idjen-plateau op Java op 1600 M. boven de zee. Foto Dr. Jeswiet.

De foto van fig. 60 geeft overigens den indruk weer, dien men van den epiphyten rijkdom van één enkelen boom kan krijgen.

Het bestek laat niet toe, hier op alle eigenaardigheden van luchtwortels in te gaan; alleen op een paar bijzonderheden zou ik nog willen wijzen. Somtijds vindt men hechtwortels, die gevoelig zijn voor aanraking door vaste

voorwerpen, zoodanig, dat zij daarom heen groeien op de wijze van ranken. Men spreekt dan ook van *wortelranken;* zoo b.v. bij de vanielje.

Vele luchtwortels ontwikkelen in hun buitenste weefsel bladgroen, welke stof anders in wortels volkomen ontbreekt. Merkwaardig zijn in dat opzicht de wortels van sommige *Orchideae,*



Fig. 59. Groote waringin, (Ficus spec.) als hemi-epiphyt ontstaan. Poespo, Java. Foto Dr. JESWIET.

b.v. van soorten van *Vanda.* Hier is de epidermis meer cellagen dik en deze zijn dood, terwijl de cellen open gehouden worden door spiraalvormige wandverdikkingen; men spreekt van een *velamen.* In drogen toestand zijn die cellen dus met lucht gevuld, waardoor het licht totaal teruggekaatst wordt; vandaar, dat zulk een wortel er witachtig uitziet. Zoodra er water op valt,

wordt dit als in vloeipapier capillair opgezogen en de kleur van den wortel verandert in groen. Nog merkwaardiger zijn de wortels van enkele andere *Orchideae*, die geheel plat en bandvormig zijn geworden, terwijl de bladen gereduceerd zijn tot nauwelijks zichtbare kleine schubbetjes. Hier hebben dus de wortels de functie der bladen als assimilatieorganen geheel



Fig. 60. Stam met epiphyten te Poespo, Java; vooral epiphytische varens, waaronder Polypodium quercifolium. Foto Dr. JESWIET.

overgenomen. Als voorbeeld noem ik *Taeniophyllum*-soorten van Java, waarvan er een afgebeeld is in fig. 61.

Somtijds, b.v. bij enkele palmen, zijn luchtwortels vervormd tot doornen; een voorbeeld van zulke *worteldoornen* vindt men bij *Acanthorrhiza.*

Verschillende planten in de tropen vormen luchtwortels, die uit hun hoofdstam of uit hun takken naar beneden groeien en die ten slotte tot steun dienen van de geheele plant of ten minste een tak steunen. Zulke *steun-* of *steltwortels* treft men aan bij *Pandanus* en bij waringins.

Ademwortels of *pneumatophoren* vindt men bij de Virginiaansche moerascypres (*Taxodium distichum*), een boom, die ook in onze parken dikwijls gekweekt wordt, maar die van nature thuis behoort in de moerassen van het Z.O. der Vereenigde



Fig. 61. Een epiphytische Orchidee, Taeniophyllum, op een boomtak groeiend. Men ziet bijna alleen de platte, groene assimileerende wortels. Links een paar stengeltjes met litteekens van afgevallen bloemen; de blaadjes zijn schubvormig.

Staten (fig. 62). Daar, waar de bodem weinig zuurstof bevat, ontstaan loodrecht naar boven groeiende wortels, die als groote kegels uitsteken boven het water der moerassen en waarvan het in de lucht uitstekende deel bezet is met openingen, die toegang geven tot een systeem van luchtkanalen, ten gevolge

waarvan ook de in de modder zittende deelen der wortels in staat zijn de noodige zuurstof te verkrijgen.

Overigens treft men ademwortels uitsluitend aan bij die eigenaardige vegetatie, die men aan moerassige tropische stranden kan vinden en die men met den naam *mangrove-* of *vloedbosschen* bestempelt.

Mangrove-planten zijn alle houtig van aard en zijn steeds gekenmerkt door hun ademwortels; bovendien bezitten zij nog tal van andere merkwaardigheden, zooals hun xerophytische struktuur en bij sommigen de eigenaardige *viviparie*. Deze

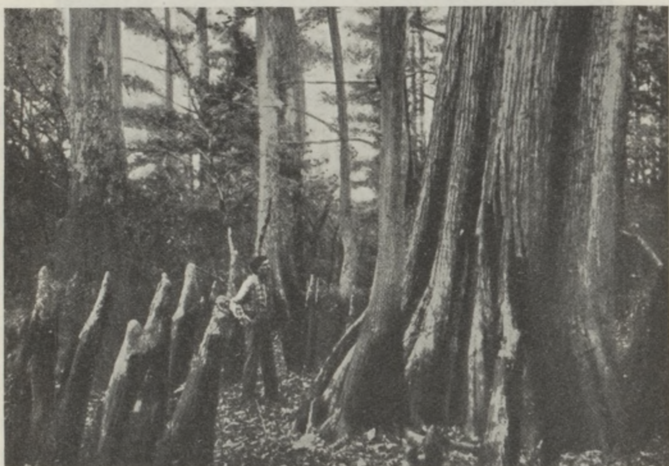


Fig. 62. Stammen van Taxodium distichum in Florida, naar onderen kegelvormig uitloopend en omringd door kegelvormige ademwortels. Naar POTONIÉ.

ademwortels zien er somtijds uit als die van *Taxodium* (zoo bij *Avicennia* en *Sonneratia*); in andere gevallen zijn het wortels, die een knievormig naar boven gebogen stuk hebben, dat ten minste bij eb boven water uitsteekt; zulke *kniewortels* komen b.v. voor bij het geslacht *Bruguiera*. Nog veel algemeener is het geval, dat de mangroveplanten op steunwortels staan, die boogvormig verloopen en die op het gedeelte, dat bij eb zich in de lucht bevindt, voorzien zijn van soortgelijke openingen als de wortels van *Taxodium*. Dit komt voor bij de soorten van *Rhizophora*, het meest verspreide geslacht der vloedbosschen,

ook datgene, waarvan de soorten het verst in zee groeien. Fig. 63 geeft een denkbeeld van zulk een mangrovenbosch van Insulinde; daar is deze plantenformatie krachtiger ontwikkeld dan ergens elders op aarde, vooral op Borneo en langs Sumatra's Oostkust.

Zeer kort wil ik even wijzen op de wortels der *Podostemonaceae*. Dat is een plantenfamilie, waarvan de vertegenwoordigers uitsluitend in watervallen leven. Slechts één enkele is buiten de tropen (in N.-Amerika) te vinden, de andere leven in Voor-Indië



Fig. 63. Mangrove bij Pasoeroean bij eb. Op den voorgrond Avicennia officinalis met bundels verticaal naar boven groeiende ademwortels, op den achtergrond Rhizophora conjugata met vertakte steltvormige ademwortels. Foto Dr. BREMEKAMP.

en vooral in Zuid-Amerika. Zij hechten zich vast met behulp van wortels, die bladgroenhoudend zijn. Sommige geslachten hebben nu zoodanige reductie van hun bladen ondergaan, dat de wortels niet alleen als hechtorganen dienst doen, maar ook tot platte assimileerende deelen geworden zijn, waar zelfs het wortelmutsje ontbreekt, zoodat zij er bij oppervlakkige beschouwing volstrekt niet als wortels uitzien.

Eindelijk zal het goed zijn er hier op te wijzen, dat de wortels van vele parasieten in sterke mate gemetamorphoseerd zijn; het

schijnt echter beter, daarover pas te spreken bij de behandeling van de parasieten in het algemeen, wat geschieden zal bij de physiologie.

§ 20. De spruiten.

Stengel en blad samen noemt men *spruit* of *loot*. Hoewel men in vele gevallen een scherpe grens tusschen stengel en blad kan aangeven, is dit toch niet altijd het geval en vooral tijdens de ontwikkeling is nooit een zoo scherpe differentiatie te vinden als tusschen stengel en wortel. Het zal daarom goed zijn, ze eerst samen te behandelen, om daarna te trachten stengel en blad ieder afzonderlijk te karakteriseeren.

Een verwarring van een spruit in zijn geheel met een wortel zal wel steeds buitengesloten zijn; maar ook verwarring van stengel en wortel, waar eerder sprake van zou kunnen zijn, is toch niet goed mogelijk, daar er te veel punten van verschil zijn. De kenmerken van den stengel toch zijn in hoofdzaak: het geleed zijn, het gemis van een calyptra, het exogeen ontstaan en de anatomische bouw. De laatste zal bij stengel en blad afzonderlijk besproken worden; de andere punten moeten hier nog even iets uitvoeriger behandeld worden.

Een stengel draagt bladen en nu noemt men de inhechtingsplaats van een blad *knoop* of *nodus*. De afstand van een knoop tot den volgenden heet *lid*, de afstand tusschen twee knoopen *internodium*. Een knoop plus een internodium is dus een lid. Men zegt dan ook, dat een stengel geleed is.

Dit alles gaat nu heel goed op in die gevallen, waar de bladen met een breede basis aan den stengel zijn bevestigd; daar is, ook na het afvallen van het blad, de knoop duidelijk te zien, dikwijls als een schijfje van een bepaalde dikte; maar wanneer de bladsteel dun is, blijft er, vooral na het afvallen van het blad, slechts een zeer onduidelijk litteeken achter en het wordt dan moeilijk, de grens van den knoop aan te geven. Men spreekt in zulke gevallen van onduidelijk gelede stengels.

De lengte van de leden kan zeer verschillend zijn. Somtijds is die klein, zooals bij planten met bladrozetten, of bij de bladschubben van een bol; in andere gevallen kan die zeer lang worden, of kunnen ook korte en lange leden afwisselen. Neemt men als voorbeeld een paardebloem, dan vindt men daar eerst

een groot aantal korte leden bij de bladrozet, dan komt een enkel lang lid (de bloemstengel) en daarop volgen weer een aantal zeer korte leden tusschen de omwindselbladen en tusschen de verschillende bloempjes, die op den algemeenen bloembodem gezeten zijn.

Somtijds vindt men een regelmatige afwinding van lange en korte leden. Dit is het duidelijkste te zien bij onze boomen, waar een jaarloot begint met eenige korte leden, tusschen de knopschubben gezeten; vandaar neemt geleidelijk de lengte toe, om vervolgens weer af te nemen. Als een enkel voorbeeld laat ik hier de lengte van de opvolgende leden van een jaarloot van een eik volgen, uitgedrukt in mM.; te beginnen met het onderste lid: 0.5—1—4—7—8—12—*17*—12—12.5—12—3.

Bepaalde leden worden nog met een afzonderlijken naam aangeduid. Dit werd ten deele reeds gezegd; zoo heet het lid onder de cotylen de *hypocotyle as*, terwijl men, hetgeen boven de cotylen gezeten is, in overeenstemming daarmee bestempelt met den naam *epicotyle as*. Eigenlijk gebruikt men deze laatste term meer uitsluitend, wanneer de cotylen in den grond blijven zitten en er dus ook een deel van de as boven die cotylen onderaardsch is; dat deel wordt dan epicotyl genoemd.

In vrij veel gevallen brengt eenzelfde plant twee vormen van spruiten voort. Somtijds hangt dit samen met den bladstand; dit komt later ter sprake. Hier heb ik echter meer in het bizonder het oog op het voorkomen van spruiten met lange leden en andere met uitsluitend korte leden (z.g.n. *dwergloten*) aan dezelfde plant.

Het meest typisch vindt men dit verschijnsel bij de den en enkele andere *Coniferen;* niet bij alle, b.v. de sparren. Bij onze gewone den staan de naalden, zooals iedereen weet, telkens twee aan twee bijeen (zie fig. 64). Bij nader onderzoek blijkt, dat deze twee naalden met eenige schubvormige blaadjes aan een kort takje gezeten zijn, waarvan de groei beperkt is; zulke dwergloten onderscheiden zich dus sterk van de lange loten, waaraan zij gezeten zijn.

Minder opvallend is de zaak bij de beuk, waar men den indruk krijgt, dat de knoppen op steeltjes zitten, die aan oudere jaarloten langer gesteeld zijn dan aan jongere. Inderdaad zijn dit dwergloten, die telken jare enkele bladen tot ontplooiïng brengen

en die dus uit een groot aantal zeer korte leden bestaan; maar hun groei is niet zoo beperkt als bij die van de den. Er bestaan zelfs wel eens overgangen, die bij de den *zeer* zeldzaam zijn; nu en dan ziet men zulk een kort takje uitgroeien tot een lange twijg.

Bij andere boomen is het verschil tusschen de twee vormen van spruiten minder geaccentueerd. Is het bij haagbeuk en berk



Fig. 64. Pinus canariensis. Links kiemstengeltje met alleenstaande naalden. In het midden jonge spruit met schubvormige blaadjes, die aan het boveneinde in hun oksel dwergloten dragen. Rechts een afzonderlijke volwassen dwergloot met drie naalden en daaronder eenige schubvormige blaadjes.

nog tamelijk goed zichtbaar, het wordt al minder duidelijk bij de linde; bij de iep kan men zelfs er over strijden, of men de onderste zijtakken van een taksysteem met den naam dwergloten mag aanduiden.

In zeer vele gevallen, b.v. bij rozen en vruchtboomen, zijn het juist de dwergloten, die bloemen en vruchten voortbrengen. De kunst van het snoeien is daar dan ook gelegen in de mogelijkheid om, door het wegnemen van bepaalde takken, juist de ontwikkeling van die dwergloten in de hand te werken.

Terwijl de worteltop beschermd wordt door een calyptra, is dit bij een spruit niet het geval. Beschouwt men den top daarvan, dan vindt men daar een *knop*. Dit is niets anders dan een jonge spruit, waarvan de leden nog niet zijn uitgegroeid. Omdat de bladachtige deelen van de spruit sneller groeien dan het stengeldeel, vormen zij een beschermend hulsel hiervoor. Dikwijls zijn er dan nog bepaalde gemetamorphoseerde bladen in den vorm van knopschubben, die hard en leerachtig, daarbij bruingekleurd zijn en die bij het uitloopen van de knop worden afgeworpen. Over deze knopschubben wordt later nog nader gesproken bij de behandeling van het blad.

Men onderscheidt een *eindknop*, die op het einde van een spruit gezeten is, van *zijknoppen*, wier plaats door den naam voldoende aangegeven wordt.

Bij sommige boomen blijven de eindknoppen in leven en de spruit verlengt zich dus door het uitgroeien van die eindknop; zoo b.v. bij onze naaldboomen en bij de beuk. Maar zeer dikwijls gaat de eindknop te gronde, zooals bij berk, hazelaar, iep en wilg. Daar wordt deze dan door den hoogsten zijknop vervangen en de verlenging vindt plaats door een zijspruit. Dat is echter al spoedig niet meer te zien, zoodat een tak van een dergelijken boom den indruk maakt van een doorloopend geheel, terwijl hij toch inderdaad bestaat uit een reeks van zijspruiten van verschillende orde; men noemt zulk een tak een *sympodium*.

Zijknoppen ontstaan normaliter in den *oksel* van een blad. Die oksel is de hoek, dien een blad maakt met de as, waaraan het gezeten is en wel van de twee zoo ontstane hoeken, diegene, die naar den stengeltop toe gekeerd is. Daarnevens komen echter ook knoppen op andere plaatsen voor, die men *bijknoppen* of *adventieve knoppen* noemt, evenals de spruiten, daaruit ontstaan, met den naam *adventieve spruiten* worden aangeduid.

Zoo zijn de spruiten, die uit de wortels der *Podostemonaceae* ontstaan, natuurlijk adventieve spruiten; in het algemeen zijn alle wortelknoppen adventieve knoppen. Maar ook op stengels kunnen zij dikwijls voorkomen, somtijds na verwonding, zooals bij knotwilgen, maar ook normaal. Bij bladen is dit laatste zeer zeldzaam, terwijl men daar adventieve knoppen in verschillende gevallen kan zien optreden, wanneer men een blad losmaakt van

de moederplant en het op vochtige aarde neerlegt; zoo b.v. bij *Begonia*.

Aan den anderen kant moet men nu niet denken, dat zich in iederen bladoksel steeds een zijknop ontwikkelt. Zoo ontbreken zij bij de dwergloten van beuk en den en bij het heele onderste deel van een jaarloot van de spar. Of wel, het geval doet zich voor, dat slechts enkele bladoksels voorzien zijn van een knop. Bij een tak van *Taxus* werden b.v. knoppen alleen gevonden in den oksel van het 13de, 14de, 22ste, 23ste, 32ste, 33ste, 37ste, 41ste, 46ste en 48ste blad.

Een stengel of stam kan overtakt zijn, zooals bij vele varens of *Liliaceae*. Maar in de meeste gevallen vindt vertakking plaats en dan kan dit op twee wijzen gaan. Of de spruit splitst zich in twee volkomen gelijke deelen; deze *dichotomie* is bij hoogere planten zeldzaam (sommige *Pteridophyta*). Het gewone geval is daartegenover, dat er zijspruiten gevormd worden op een zekeren afstand van den top van de spruit. Het behoeft wel geen betoog, dat een zijspruit, die vlak bij den top gevormd wordt, den indruk van dichotomie kan geven, terwijl daarentegen bij een dichotome vertakking het geval zich voor kan doen, dat de eene spruit zich later krachtiger gaat ontwikkelen dan de andere, waardoor het geval op zijdelingsche vertakking gaat gelijken. Het onderscheid tusschen die twee vormen van vertakking is dan ook inderdaad niet zoo scherp als het op het eerste gezicht wel lijkt.

Beperken wij ons thans tot de zijdelingsche vertakking, dan spreekt het wel haast vanzelf, dat adventieve spruiten in staat zijn een plant een gevulder uiterlijk te geven, zooals o.a. bij den wortelopslag van onze boomen. Maar het algemeene karakter van de vertakking zal toch samenhangen met het uitloopen van de okselknoppen. Dientengevolge zal de vertakking weer afhankelijk zijn van den bladstand; het zal dus van belang zijn, daarover hier iets te zeggen.

Wat hier van den stand van de bladeren behandeld zal worden, is niet veel. Ten eerste omdat aangenomen mag worden, dat de elementaire zaken daarvan den lezer bekend zijn van de middelbare scholen, ten tweede omdat een dieper gaande behandeling van dit moeilijke probleem zoo uitvoerig zou moeten worden,

dat een bespreking daarvan de grenzen, aan dit leerboek gesteld, verre zou overschrijden.

Wanneer aan elken knoop meer dan één blad is ingehecht, spreekt men van *kranswijsstaande* of *verticillate* bladen. Twee opvolgende kransen *alterneeren* meestal, d.w.z. dat, wanneer men de kransen op elkaar schuift, door de bladen in de lengterichting te verplaatsen, de bladen van de eene krans juist komen te liggen tusschen die van de andere in. Of anders gezegd, de bladen staan in een zeker aantal overlangsche rijen, die men ook hier *orthostichen* noemt en dit aantal is het dubbele van het aantal deelen van elken krans. Zoo vindt men bij de gewone waterpest *(Elodea canadensis)* de bladen in kransen van drie en 6 orthostichen.

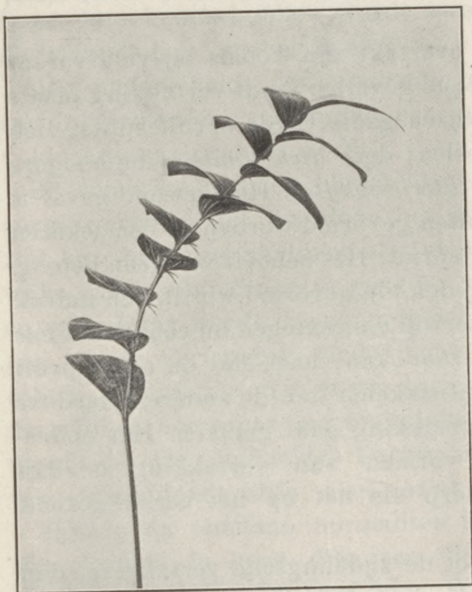


Fig. 65. Spruit van Polygonatum met een blandstand $^1/_2$.

Een bizonder geval vormen de *tegenoverstaande* bladen, waar elke krans tweetallig is en dus bij alterneeren der kransen de bladstand *kruiswijs* of *decussaat* wordt; bekende voorbeelden daarvan vindt men bij de brandnetel en de lipbloemige gewassen. Tegenoverstaande bladen, die niet decussaat zijn, vindt men o.a. bij de koffie.

Daar, waar slechts één blad aan elken knoop wordt aangetroffen, spreekt men van een *verspreiden bladstand (folia sparsa)*. Men heeft opgemerkt, dat zulke bladen in het algemeen gerangschikt zijn in een spiraal, waarop zij op regelmatige afstanden van elkaar zijn geplaatst. De bladstand wordt dan aangegeven door het gedeelte van den cirkelomtrek tusschen twee opvolgende bladen, wanneer men deze op een plat vlak projecteert.

Zoo beteekent dus de bladstand $^1/_2$, dat de afstand $^1/_2$ maal 360° of 180° bedraagt (*afwisselende* of *alterneerende* bladen, b.v. de linde of de iep of het Salomonszegel) fig. 65; deze hoek heet de *divergentie* en zulke bladen staan natuurlijk in 2 orthostichen. Bij den bladstand $^1/_3$ is de divergentie 120°, bij den misschien wel het meest voorkomenden stand van $^2/_5$ (fig. 66) is het 144°, bij $^3/_8$ (fig. 67) 135°, enz. Opgemerkt kan worden, dat de meest voorkomende bladstanden de zoogenaamde reeks van FIBONACCI vormen, waarbij elk volgend lid gevormd wordt, door teller en noemer van de twee vorige bij elkaar op te tellen, aldus: $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, ... Deze reeks nadert tot een limiet, waarbij dan de divergentie is 137°30′28″. Het zal wel geen betoog behoeven, dat het moeilijk wordt, de hoogere termen van deze reeks uit elkaar te herkennen. Hoe men ter herkenning daarvan gebruik maakt van de zijdelings verloopende *parastichen* kan hier onbesproken blijven. Als voorbeelden mogen hier genoemd worden de els en de berk met een bladstand $^1/_3$, de populier en de noot $^2/_5$, hulst en kool met $^3/_8$, enz. Somtijds heeft de hoofdas een anderen bladstand dan de zijspruiten, zoo bij de tamme kastanje, waar de hoofdas den stand $^2/_5$ heeft, de zijtakken daarentegen $^1/_2$.

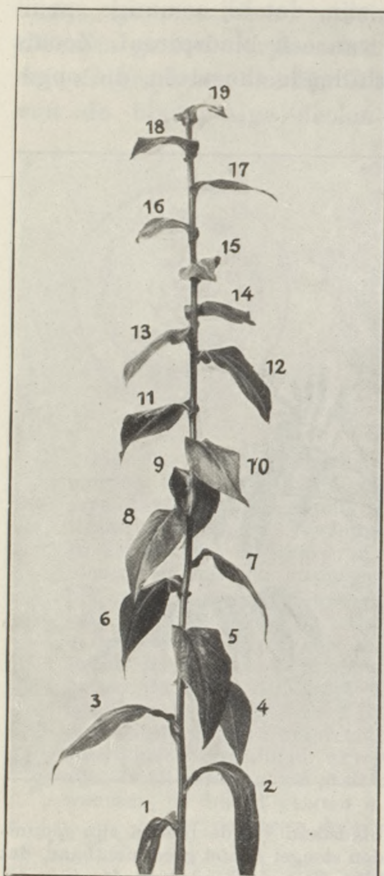


Fig. 66. Spruit van een Aster met een bladstand $^2/_5$; de bladen zijn genummerd, boven het 1ste blad staan het 6de, 11de, 16de, enz.

Het spreekt wel haast vanzelf, dat men deze bladstanden in zuiveren vorm alleen aantreft, zoolang de deelen jong zijn, dat

latere vergroeiïngen en verkrommingen dikwijls wijzigend kunnen werken. Vooral de symmetrieverhoudingen kunnen veranderen; daaromtrent zal zoo dadelijk nog het een en ander gezegd worden. Alleen is het wellicht goed hier op te merken, dat er onderzoekers zijn, die van meening zijn, dat bij sommige spruiten reeds in aanleg geen sprake is van een bladspiraal. Zooals reeds gezegd werd, zal op de verschillende theorieën, die opge-

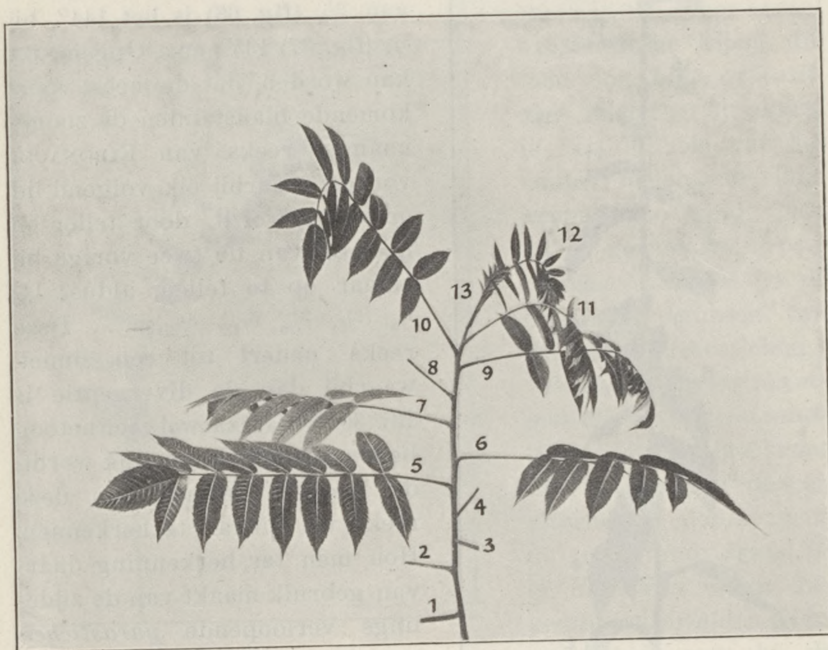


Fig. 67. Spruit van een Rhus met een bladstand $^3/_8$; de bladen zijn genummerd, maar door een geringe torsie van den stengel is niet goed zichtbaar, dat het 9de blad boven het 1ste staat, beter blijkt dit voor blad 3 en 11, 4 en 12.

steld zijn om de bladstanden te verklaren, hier niet nader worden ingegaan.

Wel is het noodig hier nog iets over de symmetrieverhoudingen van spruiten te zeggen. Wanneer men door een spruit geen enkel overlangsch symmetrievlak kan brengen, spreekt men van *asymmetrie*; kan men er één enkel symmetrievlak doorheen leggen, zoodat er twee helften ontstaan, die elkaars spiegel-

beeld zijn, dan noemt men de spruit *monosymmetrisch* of *zygomorph*, terwijl eindelijk van *polysymmetrische*, *radiaire* of *aktinomorphe* spruiten gesproken wordt, wanneer men er een aantal overlangsche symmetrievlakken door kan brengen. Het beste ziet men deze verschijnselen aan zulke spruiten, die tot bloemen gemetamorphoseerd zijn en daarop hebben dan ook de drie *diagrammen* van fig. 68 betrekking. Deze geven een projectie van de bladachtige deelen van een bloem in een plat vlak

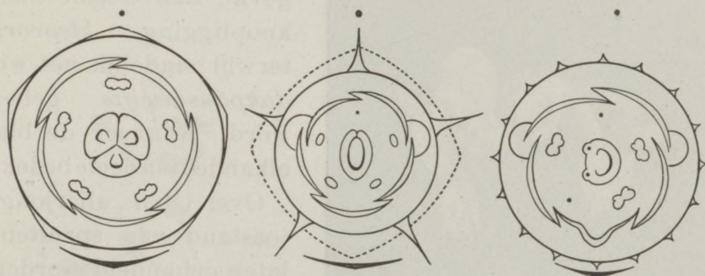


Fig. 68. Links diagram van een radiairsymmetrische (actinomorphe) bloem van Sambucus racemosus; buiten omheen de vergroeidbladige 5-tallige kelk, vervolgens de dito kroon, daarna de 5 meeldraden en de 3 vruchtbladen, tot één vruchtbeginsel vereenigd. In het midden diagram van de monosymmetrische (zygomorphe) bloem van Scabiosa atropurpurea; de gestippelde lijn buitenom geeft het kelkje aan, daarbinnen vindt men de vergroeidbladige 5-tallige kelk en bloemkroon, de laatste tweelippig, de 4 meeldraden (de eene ontbrekende door een stip aangegeven) en het enkele vruchtblad. Rechts diagram van de asymmetrische bloem van Valeriana officinalis; buiten de vergroeidbladige kelk, vervolgens de vergroeidbladige 5-tallige bloemkroon, die 2-lippig is en van een spoor is voorzien, de 3 meeldraden (2 ontbrekende door stippen aangegeven), het éene ontwikkelde vruchtblad, terwijl de 2 rudimentaire slechts aangeduid zijn. In alle drie figuren geeft de stip boven het diagram de as aan, waaraan de bloem gezeten is in den oksel van een schutblad, dat onder de bloem door een zwarte lijn is aangegeven.

loodrecht op de bloemas weer. Het is a.h.w. een doorsnede door de spruit in den knoptoestand, waarbij zoo noodig de deelen nog iets in elkaar geschoven zijn.

In de fig. 68 is door een stip boven de diagrammen ook nog aangegeven de as, waaraan de bloem als zijspruit was gezeten, tevens het *draagblad*, in den oksel waarvan de bloem zat; men ziet er ook dikwijls nog bij geteekend de beide *steelblaadjes*, die nog aan den bloemsteel te vinden zijn. Plaatst men zich zoo, dat de spruit naar den beschouwer toe gekeerd is en de as van den

beschouwer af, dan noemt men het naar de as toe gekeerde deel van de spruit *achter*, de tegenovergestelde helft *voor*. De woorden *rechts* en *links* worden ook op dezelfde wijze gebruikt.

Bij een knop kan ook gelet worden op de wijze, waarop de bladdeelen gelegen zijn; men onderscheidt een *open knopligging*, wanneer de bladdeelen elkaar met de randen niet aanraken; is dit wel het geval, dan noemt men de knopligging *klepvormig*, terwijl eindelijk het woord *dakpansgewijze* gebezigd wordt, wanneer de bladen elkander ten deele bedekken.

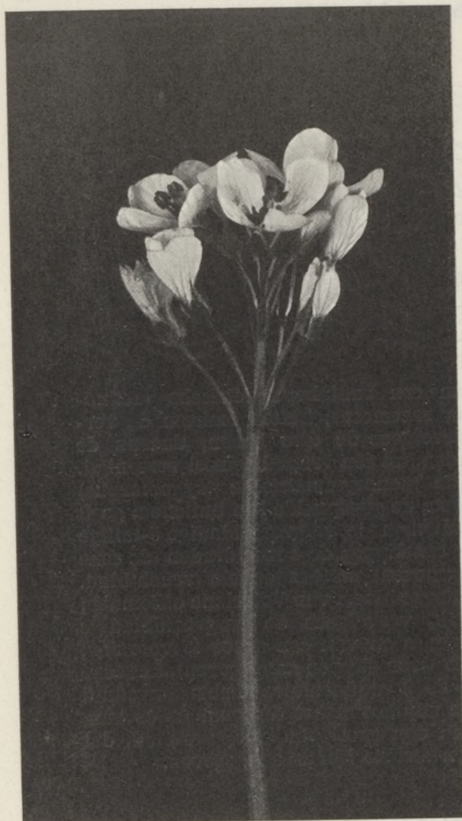


Fig. 69. Tros van een Crucifeer, Cardamine pratensis.

Over den allerjongsten toestand van spruiten zal later gehandeld worden bij de bespreking van de primaire meristemen.

Terugkomende op de symmetrieverhoudingen is het noodig er op te wijzen, dat er een aantal monosymmetrische spruiten zijn, waar het symmetrievlak verticaal staat, zoodat men aan deze spruiten een verschil tusschen boven- en onderzijde kan waarnemen; deze zijn verschillend van bouw; men spreekt dan van *rug-* en *buikzijde* en noemt zulke spruiten *dorsiventraal*. Als voorbeeld wijs ik op de spruiten van de klimop, waar aan de buikzijde de hechtwortels voor den dag komen, terwijl de bladen den indruk maken, dat zij verschoven zijn naar de rugzijde (zie fig. 84). Daartegenover vindt men bij de klimop ook radiair-symmetrische spruiten, dat zijn namelijk die, welke bloemen en vruchten voortbrengen (zie

fig. 85). Het sterkst uitgesproken is de dorsiventraliteit bij zulke spruiten als die van het eendekroos *(Lemna)*, die zich voordoen als kleine, op het water drijvende bladachtige deelen.

In geringe mate treft men dorsiventraliteit aan bij vele horizontale of schuine takken van onze boomen (beuk, iep, linde), waar de knoppen min of meer naar den bovenkant verschoven zijn. In dergelijke gevallen is de dorsiventraliteit ten deele een



Fig. 70. Bijscherm, dichasium, van Potentilla gracilis; 1 is de bloem, die op het uiteinde van de as is gezeten; deze as heeft 2 bladen, die in hun oksel een bloem 2 dragen; deze brengen weer de vier bloemen 3 voort, enz. Elke volgende vertakking staat duidelijk loodrecht op de vorige.

gevolg van de uitwendige omstandigheden, die op de spruit hebben ingewerkt; daarbij wordt vooral gedacht aan licht en zwaartekracht. Hieromtrent zal nog iets meer gezegd worden bij de behandeling der physiologie.

Een paar woorden moeten nog aan de vertakking gewijd worden. Men onderscheidt bij een spruitsysteem twee hoofdvormen van vertakking, namelijk de *trosvormige* of *racemeuse* en de *tuilvormige* of *cymeuse* vertakking.

Bij de trosvormige vertakking is de groei van de hoofdas onbeperkt, terwijl ook het aantal zijspruiten onbepaald is. In het typische geval groeit een dergelijke hoofdas onbeperkt door, draagt dicht bij zijn top zeer jonge zijspruiten, die al verder en verder ontwikkeld zijn, naarmate men dichter bij de basis van de spruit komt. Het duidelijkst vindt men deze vorm van



Fig. 71. Twee spruiten van de smeerwortel, Symphytum officinale, om den bouw van een monochasium te doen zien, in het bizonder van een schicht. Bij de rechtsche schicht zijn de bloemen genummerd in de volgorde, waarin zij zich openden; 1 is dus top van een as, deze bracht de zijspruit 2 voort, enz.

vertakking bij de bloeiwijzen van de *Cruciferae*, b.v. van het herderstaschje of de pinksterbloem (zie fig. 69).

Bij de tuilvormige vertakking is de groei van elke as begrensd, omdat deze door een bloem wordt afgesloten, terwijl bovendien het aantal zijassen van elke orde bepaald is, meestal twee of één, een enkele keer meer. Men spreekt dan in het geval van twee zijassen van een *dichasium* (fig. 70), wanneer er één enkele zijas is, van een *monochasium* (fig. 71). Beide vormen van ver-

takking komen in de natuur zeer algemeen voor, ook daar, waar een oppervlakkige beschouwing zou doen denken aan een racemeuse vertakking. Zeer zeldzaam is daarentegen het *pleiochasium*, dat men o.a. aantreft bij de bloeiwijze van het geslacht *Euphorbia*.

De vertakking kan dan ten slotte nog meer gecompliceerd worden door latere vergroeiïngen; zoo kan de okselspruit vergroeien met de as, in den oksel, waarvan zij geplaatst is, en wel geheel of ten deele. Bij bepaalde plantenfamilies komt dit verschijnsel in sterke mate voor, b.v. bij die der *Solanaceae*. Daaraan is het b.v. toe te schrijven, dat bij het bitterzoet de bloeiwijze voor den dag *schijnt* te komen midden uit het internodium. Een meer uitvoerige bespreking van deze verschijnselen behoort natuurlijk beter thuis bij de behandeling der afzonderlijke families, vormt dus een onderdeel van de bizondere plantkunde.

§ 21. METAMORPHOSEN VAN SPRUITEN.

Men kan het begrip metamorphose ruimer of minder ruim opvatten en zoo zal de eene onderzoeker spreken van een metamorphose, waar de ander nog over een gewone spruit zal handelen. Hier zal het begrip zoo ruim mogelijk genomen worden; dan moeten dus in deze § behandeld worden van bovenaardsche deelen: de phyllocladiën, de takranken en de takdoornen, van onderaardsche: de wortelstokken, knollen en bollen.

Phyllocladiën of *cladodiën* zijn spruiten, die het uiterlijk van bladen hebben gekregen; of beter, het is alleen het stengeldeel, dat die verandering heeft ondergaan, terwijl de bladachtige deelen gereduceerd zijn tot kleine schubbetjes, die dikwijls nauwelijks in het oog vallen.

Het meest opvallend zijn zulke phyllocladiën, wanneer zij als zijspruiten voorkomen en de hoofdas, evenals de voornaamste zijassen er als gewone stengels uitzien; men treft ze o.a. aan bij het geslacht *Phyllocladus* onder de *Taxaceae*, *Phyllanthus* onder de *Euphorbiaceae* (zie fig. 72) en *Ruscus* en *Semele* onder de *Liliaceae*. Men herkent ze natuurlijk aan den stand in den oksel van een blad en daaraan, dat zij bladen, bloemen en vruchten dragen. Bovendien staan zij meestal vertikaal, in tegenstelling met den horizontalen stand der meeste bladen.

Veel minder afwijkend zien die gevallen er uit, waar alle stengels een plat, bladachtig uiterlijk gekregen hebben, zooals men ze aantreft bij *Mühlenbeckia* onder de *Polygonaceae* en bij *Carmichaelia* en *Bossiaea* onder de *Leguminosae.* Men kan zelfs



Fig. 72. Spruitsysteem van Phyllanthus. Aan den hoofdtak zitten in den oksel van schubvormige blaadjes, die in de figuur niet te zien zijn, platte, bladachtige phyllocladiën, die een aantal bloemen dragen; deze zijn gezeten in den oksel van schubben, die hier en daar zichtbaar zijn.

een reeks van tusschenstadiën tusschen dit geval en gewone stengels construeeren, wanneer men begint met gevleugelde stengels, zooals zij voorkomen bij de smeerwortel en dan ziet naar zulke gevallen, als men aantreft bij *Genista sagittalis* (ook

wel *Cytisus sagittalis* genoemd), waar de leden gevleugeld en de bladen klein zijn, zoodat men haast onmerkbaar overgaat tot de reeds genoemde *Carmichaelia*.

Men bestempelt ook wel eens rolronde stengels met den naam phyllocladiën, wanneer men zeggen kan, dat zij de functie van bladen hebben overgenomen, terwijl deze klein en schubachtig zijn geworden. Als voorbeeld wijs ik op de gewone asperge; daar is de aanleiding om den term phyllocladium te gebruiken trouwens zeer groot, omdat er andere *Asparagus*-soorten bekend zijn, waar deze deelen veel platter zijn en dus veel meer het uiterlijk van bladen hebben. Daarentegen is er zeker veel minder reden om diezelfde terminologie te gebruiken voor de rolronde stengels van *Juncus, Casuarina* of *Equisetum*.

Ranken zijn rolronde deelen, die in sterke mate gevoelig zijn voor de aanraking door een vast voorwerp; zij reageeren daarop meestal door het uitvoeren van een kromming. Deze beweging wordt bij de physiologie nader behandeld; hier is het alleen zaak er op te wijzen, dat zulke ranken somtijds gemetamorphoseerde spruiten zijn; men noemt ze dan *takranken*. Als voorbeeld wijs ik op de passiebloem, op den wijnstok en op den wilden wingerd. In dat laatste geval is de reactie op aanraking trouwens eenigszins anders. Iedereen weet, dat deze ranken zich bij aanraking met een vast voorwerp aan hun uiteinde verbreeden tot hechtschijfjes, die gebezigd worden voor vasthechting aan het substraat.

Wanneer zulke ranken zich bij aanraking wel eenigszins krommen, maar zich daarbij tevens gaan verdikken en hard en houtachtig worden, spreekt men van *haken*. Deze worden alleen bij enkele tropische planten aangetroffen, b.v. bij de *Uncaria Gambir*.

Wanneer spruiten tot doornen zijn gemetamorphoseerd, spreekt men van *takdoornen*. Als voorbeelden noem ik de sleedoorn, de duindoorn en de meidoorn.

Onderaardsche spruiten treft men in het algemeen bij de zoogenaamde *vaste planten* aan, dat zijn gewassen, die gedurende de vegetatieperiode, dus bij ons in voorjaar en zomer, boven den grond voor den dag komen en dan bladen, bloemen en vruchten voortbrengen, terwijl in het ongunstige jaargetijde die bovenaardsche deelen afgestorven zijn, zoodat de plant dan alleen onderaardsch leeft. Zulk een onderaardsche spruit kan zich nu zóó voordoen, dat hij jarenlang voortleeft en daarbij aan zijn

eene uiteinde langzaam afsterft, terwijl het vooreinde verder groeit; men spreekt dan van een *rhizoom* of *wortelstok*. De bladachtige deelen zijn hier klein en schubvormig, terwijl de stengel in het ongunstige jaargetijde bewaarplaats van reservevoedsel is.

Een dergelijke wortelstok groeit in vele gevallen ongeveer horizontaal (b.v. bij *Iris* fig. 73, *Acorus*, *Convallaria*) en is dan steeds dorsiventraal van bouw. Dit is uitwendig onder anderen reeds hierdoor zichtbaar, dat de wortelbeginsels speciaal aan

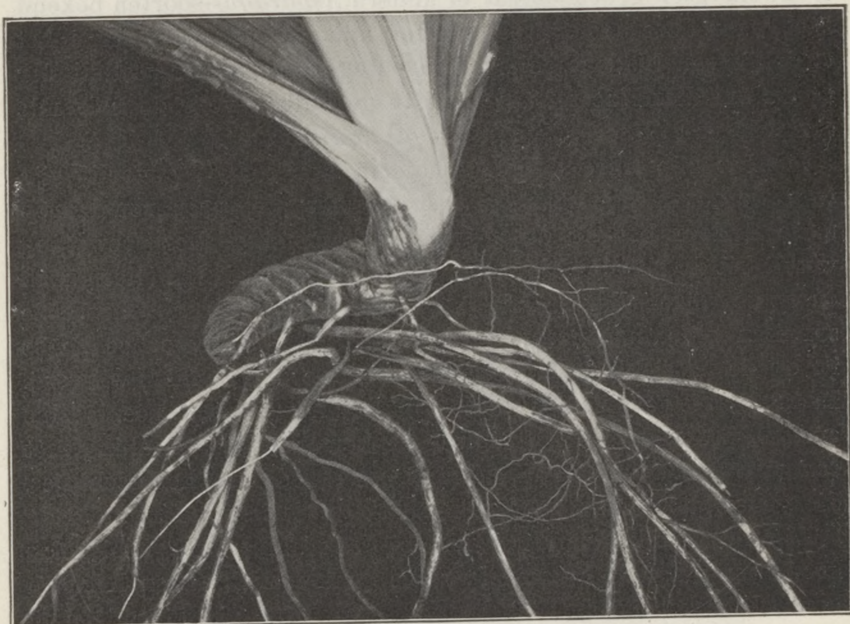


Fig. 73. Rhizoom van Iris germanica met adventiefwortels, knoppen en basis van de bovenaardsche plant. De dorsiventraliteit is duidelijk zichtbaar.

den onderkant uitloopen. Sommige rhizomen groeien echter schuin of bijna vertikaal (b.v. bij *Primula* en *Cicuta*); hier kan de dorsiventraliteit weinig of niet uitgesproken zijn.

De verlenging van een wortelstok kan plaats hebben door een eindknop (b.v. *Convallaria*) of door een zijknop (*Typha, Polygonatum*, enz.). In het eerste geval zijn de bovenaardsche spruiten zijspruiten, in het tweede vormen zij de eigenlijke verlenging van den wortelstok; daarmee in verband is daar een meerjarig rhizoom dus een *sympodium*.

Wanneer een rhizoom zich vertakt en stukken daartusschen afsterven, kan op deze wijze het aantal boven den grond zelfstandig levende spruiten toenemen, zoodat vermenigvuldiging van de plant langs vegetatieven weg optreedt. Doet men dit kunstmatig, dan spreekt men van *scheuren*.

Bij *knollen* en *bollen* heeft men te maken met onderaardsche spruiten, die steeds bewaarplaats van reservevoedsel zijn en die een beperkten levensduur bezitten, daar zij door de zich ontwikkelende bovenaardsche spruit, wat hun voedsel betreft, worden leeggezogen, terwijl dan tevens een of meer nieuwe knollen of bollen worden aangelegd, die voor de vegetatieve vermenigvuldiging van de plant zorg dragen. Zooals het met alle door den mensch gemaakte grenzen gaat, is ook deze niet scherp en vindt men in de natuur tal van overgangen tusschen de verschillende soorten van onderaardsche spruiten.

Een *knol* (Lat. *tuber*) onderscheidt zich nu weer, doordien het reservevoedsel in het stengeldeel van de spruit is opgehoopt. In verband daarmee zijn de bladachtige deelen schubvormig, zooals bij de aardappel, of wanneer zij met een breederen voet ingehecht zijn, toch dun en vliezig of leerachtig, zooals bij de zoogenaamde gerokte knollen van *Crocus* en *Colchicum* (zie hiervoor fig. 74, voor de aardappel fig. 75).

Twee tamelijk verschillende deelen worden beide met den naam van knol aangeduid. In het eene geval, waarvan als voorbeeld de aardappel genoemd mag worden, ontstaat de nieuwe knol volstrekt niet in verbinding met den ouden. Daar brengt de volwassen aardappelplant onderaardsche stengels of *stolonen* voort, die men eigenlijk als rhizomen zou kunnen beschouwen, en de top daarvan ontwikkelt zich tot een nieuwe aardappel (fig. 75). Deze kan, losgeraakt van de vorige plant, uitloopen tot een nieuwe plant, daar de knoppen kunnen ontspruiten, terwijl zij het noodige voedsel daartoe in het weefsel van den knol aantreffen.

Bij knollen daarentegen, zooals die van *Crocus* of *herfsttyloos*, bevat de knol zelf knoppen, gezeten in den oksel van een van de rokken, die weer opzwellen tot een nieuwen knol, zoodat deze in verbinding staat met den knol van het vorige jaar; de plaats ten opzichte van dien ouden knol wordt bepaald door de plek, waar de bovengenoemde knoppen gezeten zijn. Zoo zitten de

nieuwe knollen van *Crocus* boven op de oude (fig. 74), die van de *tyloos* daarentegen er naast; men komt zoodoende tot de onderscheiding van *centrale* en van *zijknollen*.

De *bol* (Lat. *bulbus*) eindelijk onderscheidt zich van den knol,

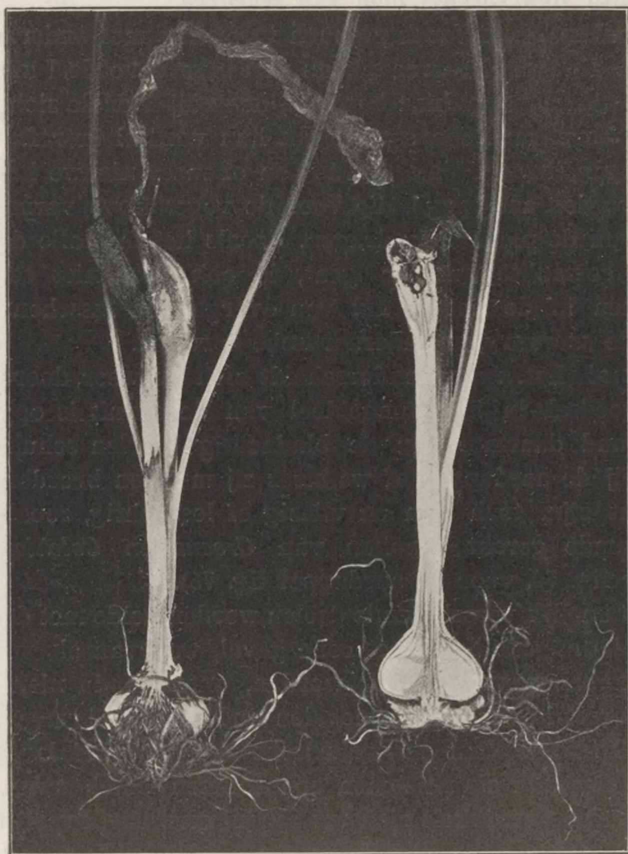


Fig. 74. Plant van Crocus vernus na den bloei; links geheele knol, waar aan de voorzijde nog een rest van den buitensten rok zichtbaar is; rechts, overlangs gehalveerd: de nieuwe knol zit boven op de resten van den knol van het vorige jaar.

doordat hier het reservevoedsel is opgehoopt in de bladachtige deelen, zoodat de stengel betrekkelijk klein en weinig ontwikkeld is. Deze bladachtige deelen worden ook hier schubben of rokken genoemd, afhankelijk van de vraag, of zij een smalle inhechtingsplaats op den stengel hebben, dan wel met hun inhechting

breed om den stengel heenloopen; zulk een stengel heet wel eens de *schijf* of *discus*.

Iedereen kent bollen, zooals zij voorkomen bij de familie der *Liliaceae*, b.v. bij hyacinth (zie fig. 76), tulp, ui, enz. Bovendien

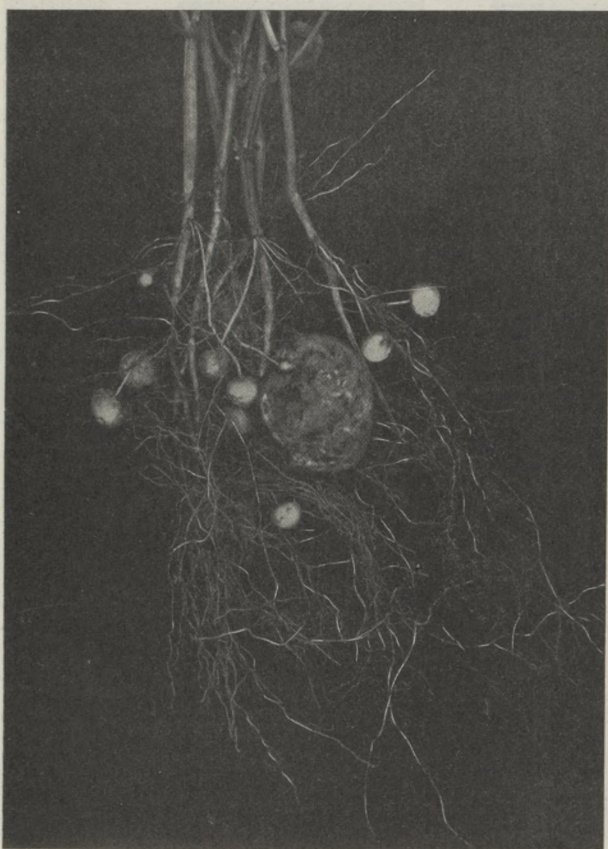


Fig. 75. Ondergrondsch deel van een aardappelplant, uit een knol voor den dag komende, die reeds geschrompeld is. Een aantal stolonen met jonge knollen zijn zichtbaar.

treft men nog bij een tweede plantenfamilie bollen aan, namelijk bij de *Amaryllidaceae*, waar een ieder ze kent bij het sneeuwklokje of de narcis.

Het verschil tusschen die beide vormen van bollen zullen wij hier buiten bespreking laten, en alleen vermelden, dat het aantal

schubben of rokken bij diverse soorten zeer verschillend kan zijn, verder dat de sterkste zwelling der bladachtige deelen plaats kan hebben, wanneer de bloemen juist even zijn aangelegd of wanneer deze geheel ontplooid zijn. In het eerste geval



Fig. 76. Bol van een hyacinth, rechts van buiten gezien, links in overlangsche doorsnede; men ziet daar de schijf (stengel), waarop de schubben ingeplant zijn en de bases der groene bladen.

is dus bij den bloei de jonge bol niet meer met den ouden verbonden, zooals bij de tulp; in het andere zijn er nog schubben van een of meer vorige jaren aanwezig, zooals bij het sneeuwklokje, de hyacinth, de narcis, enz. Men kan zoo onderscheid maken tusschen éénjarige en twee- tot veeljarige bollen. Bij de

laatstgenoemde worden de grenzen der verschillende jaren aangegeven door de halfverdroogde resten van de bloemstengels; vooral daar vindt men bollen, die nauwelijks van wortelstokken zijn te onderscheiden dan alleen door het meer vleezig zijn van de bladachtige deelen.

§ 22. De stengel.

Na hetgeen behandeld is onder het hoofd spruit, valt er over den stengel op zichzelf niet zoo heel veel meer te zeggen, ten minste wat den uitwendigen vorm betreft.

De algemeene vorm hangt min of meer samen met het al of niet optreden van secundairen diktegroei; vandaar, dat de vorm bij *Dicotylen* en *Gymnospermen* langgerekt kegelvormig is, bij *Monocotylen* en varens cilindrisch. Daarop komen wij later nog even terug.

Afwijkende gedaanten vinden wij vooral bij de zoogenaamde *stamsucculenten*, planten, waar de stengel zeer vleezig is geworden ten gevolge van de aanwezigheid van een sterk ontwikkeld parenchym, dat als een waterreservoir dienst doet, waaruit de plant in tijden van droogte kan putten; m.a.w. wij vinden dergelijke stengels vooral bij *xerophyten*. Bekend zijn de stengels der *Cacteeën*, die bolvormig kunnen zijn *(Melocactus, Echinocactus)*, of schijfvormig *(Opuntia Ficus indica*, de in Z.-Europa overal verwilderde „figuiers d'Inde"), slangvormig (sommige *Cereus*-soorten), of zuilvormig (*Cereus* — zie fig. 163). Bij enkele andere stamsucculenten, zooals *Euphorbia's* en *Stapelia's* vindt men alleen zuilvormige of slangvormige stengels.

Behalve planten met recht overeindstaande stengels, vindt men er andere met liggende en kruipende (thijm, hondsdraf), of met hangende stengels (muurleeuwenbekje). Ten slotte zijn er vele planten met klimmende stengels, *klimplanten* of *lianen*. Opgemerkt moet daarbij worden, dat het woord liaan door sommigen in engeren zin gebezigd wordt voor zulke klimplanten, die voorzien zijn van houtige stengels.

Planten kunnen tal van verschillende middelen bezigen om te klimmen; soms vindt men eenige daarvan gecombineerd. Wanneer wij even de voornaamste daarvan opnoemen, dan zijn dat: 1. *Hechtwortels,* die men aantreft bij de wortelklimmers, zooals

de klimop; 2. *Borstels,* zooals bij het kleefkruid (*Galium Aparine*); 3. *Stekels,* zooals bij de roos en de braam en bij sommige palmen, die men onder den gemeenschappelijken naam van rotan samenvat (*Calamus, Daemonorops, Desmoncus,* enz.); 4. *Ranken,* zooals bij den wijnstok, de erwt, enz.; 5. *Windende stengels,* die men aantreft bij de slingerplanten, zooals kamperfoelie, winde, hop, enz. Deze windende stengels worden nader behandeld bij de physiologie.

Wat den levensduur van stengels betreft, onderscheidt men *éénjarige* of *monocyclische* gewassen (Lat. *plantae annuae*), die men aanduidt met het teeken ⊙, en *tweejarige, dicyclische* (Lat. *plantae biennes*), aangeduid met het teeken ⊙. Deze vormen het eerste jaar een wortelrozet van bladen en pas in het tweede een opgaanden stengel, die bloemen en vruchten voortbrengt. Men vindt ze zeer algemeen in onze flora, b.v. bij het vingerhoedskruid, de toortsen, vele *Compositae,* enz.

Alle andere planten zijn *overblijvend,* (*plantae perennes*), aangeduid met het teeken ♃, en wel kruiden, wanneer de overblijvende deelen onder den grond blijven zitten bij de vaste planten, of *heesters* (Lat. *frutices*) en *boomen* (*arbores*). Bij heesters staat de groei van den hoofdstam spoedig stil, terwijl de zijtakken zich in verhouding sterker ontwikkelen dan de hoofdstam. Men kan eindelijk nog halve heesters onderscheiden, wanneer een gedeelte van den stengel 's winters blijft bestaan en het verdere deel, dat kruidachtig is, afsterft, zooals bij de salie (*Salvia officinalis*).

Planten kunnen eens of meermalen bloeien en vruchtdragen (*monocarpische* en *polycarpische* planten). Het eerste treft men natuurlijk bij de éénjarige gewassen aan, maar merkwaardig genoeg ook bij enkele planten, die zich eerst een aantal jaren ontwikkelen en dan ten slotte pas overgaan tot den bloei, terwijl zij na de vruchtzetting sterven. Men vindt dat, behalve bij de zoogenaamde honderdjarige *Aloë* (*Agave americana*), ook bij sommige palmen (b.v. *Corypha umbraculifera*). Ten slotte kan er nog eens aan herinnerd worden, dat bij boomen in de meeste gevallen de hoofdas ontstaat door vergroeiïng van een reeks van opvolgende zijspruiten, zoodat een sympodium optreedt. Bovendien gaan een groot aantal spruiten al spoedig na hun ontstaan te gronde, ten gevolge waarvan men aan een boom veel minder takken aantreft, dan er zouden moeten zijn, wanneer alle gevormde

spruiten in leven waren gebleven. Zoo telde Wiesner aan een 10-jarigen berkeboom in het licht 238, in de schaduw 182 takken, terwijl er 19683 hadden moeten zijn, in de veronderstelling, dat er geen van de 2 zijspruiten, die elk jaar gevormd worden, te gronde waren gegaan.

Het licht speelt hierbij dus ook een rol; dit kan iedereen zien, die de kroon van een vrijstaanden boom vergelijkt met de kroon van individuën van dezelfde soort, wanneer deze dicht opeen geplant zijn.

Bij de kroonvorming speelt natuurlijk ook de hoek, dien de takken met den hoofdstam maken, een groote rol; is deze zeer schuin, dan krijgt men de pyramidale kroon van de Italiaansche populier of de cypres, waarbij alle takken vrij veel licht krijgen, dus ook niet zoo veel taksterven plaats heeft; bij weinig schuin opstijgende takken ontstaat de ronde kroon van onze eiken, iepen, enz. Bij horizontale takken kan een schermvormige kroon ontstaan, maar het is ook mogelijk, dat een étagekroon optreedt, zooals men die bij sommige tropische boomen aantreft (*Terminalia Catappa*, de ketapang van Java, de amandel van Suriname). Zeer zware horizontale takken kunnen gesteund worden door steunwortels, zooals men het bij sommige waringins vindt; dit verschijnsel werd vroeger reeds kort vermeld.

Kroonvorming kan ook tot stand komen door niet-vorming van zijtakken, totdat de boom de hoogte bereikt heeft, waarop de kroon ontstaat. Men ziet dit bij een tropischen boom, *Schizolobium excelsum;* deze is voorzien van zeer groote dubbel gevinde bladen, die de plant in de jeugd het uiterlijk geven van een boomvaren. In beginsel hetzelfde treft men aan bij *Castilloa elastica,* een boom uit tropisch Amerika, die vroeger veel aangeplant werd, omdat uit het melksap caoutchouc bereid werd. Deze boom vormt twee soorten van takken: afvallende (d.w.z. die op de wijze van een blad met een gladde breukvlakte afgeworpen worden) met een bladstand $^1/_2$, die naast de bladoksels gezeten zijn, en gewone blijvende in de bladoksels, die een bladstand $^2/_5$ vertoonen. Deze laatste worden nu pas ontwikkeld, wanneer de boom een zoodanige hoogte bereikt heeft, dat een kroon tot stand kan komen. Afwerpen van takken op deze wijze komt overigens zelden voor; men kan het bij ons zien aan een van de boomen van onze plantsoenen, *Taxodium distichum* (de

Virginiaansche moerascypres, zie p. 92 en 93), waar men in den herfst den grond bezaaid kan vinden met de afgeworpen takken.

Thans zullen wij ons bezig moeten houden met den anatomischen bouw van den stengel. Daarbij kan dadelijk opgemerkt worden, dat de weefsels ook hier ingedeeld kunnen worden in *epidermis, schors* en *centralen cilinder* of *stele.*

Fig. 77 geeft een beeld van een *monocotylen,* fig. 78 van een *dicotylen stengel.* In beide gevallen treedt de centrale cilinder

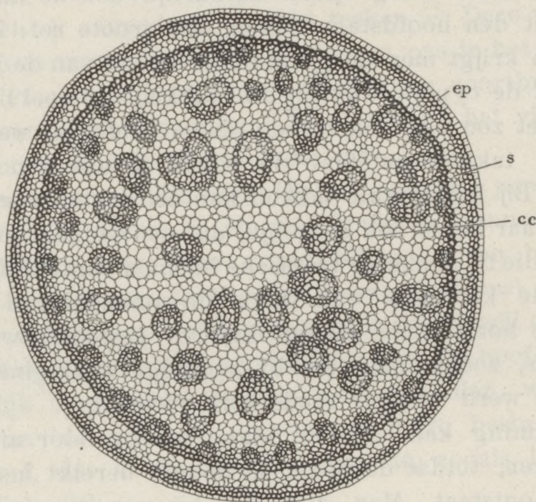


Fig. 77. Dwarse doorsnede door een stengel van een monocotyle plant, Lilium tigrinum; *ep.* opperhuid, *s.* schors, *c.c.* centrale cilinder, waarin de vaatbundels verspreid liggen in het mergstraalweefsel. Vergr. 20.

scherp op den voorgrond; maar er moet opgemerkt worden, dat dit volstrekt niet altijd zoo is, dat zelfs zeer dikwijls de afscheiding tusschen schors en centralen cilinder, ten minste bij volwassen stengels, niet te vinden is.

Beschouwen wij elk van die deelen in bizonderheden, dan valt er over de opperhuid niet veel meer te zeggen na de behandeling daarvan onder § 12; alleen kan opgemerkt worden, dat deze bijna altijd slechts één enkele cel dik is.

De schors is dikwijls aan de peripherie uit collenchymatische

cellen samengesteld, terwijl naar binnen toe meer parenchym voorkomt. De binnenste laag van cellen van de schors heet ook hier *endodermis*. Alleen in betrekkelijk zeldzame gevallen is deze gekenmerkt door de aanwezigheid van een kurkbandje op de wijze, zooals dit bij de wortels wordt aangetroffen; zoo bij enkele grassen. Meestal is de endodermis daarentegen ontwikkeld als *zetmeelscheede*, d.w.z. dat de cellen, die zonder intercellulaire holten aaneensluiten, voorzien zijn van zetmeelkorrels, ook wanneer het omringende weefsel deze mist. Is er ook zet-

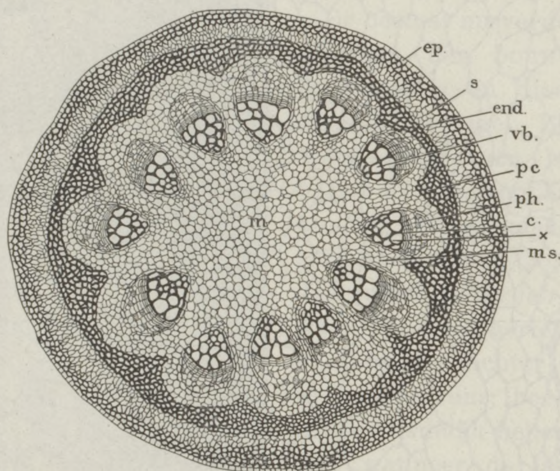


Fig. 78. Dwarse doorsnede door een jongen stengel van een dicotyle plant, Aristolochia Sipho; *ep.* epidermis, *s.* schors met endodermis *end.*, *pc.* pericykel, het buitenste zwarte deel is sklerenchymatisch verdikt, *ms.* mergstraal, *m.* merg, *vb.* vaatbundel, *x.* xyleem, *ph.* phloëem, *c.* cambium. Vergr. 20.

meel in de aangrenzende schors- en stele-cellen, dan kan men de endodermis toch hieraan herkennen, dat de zetmeelkorrels daarin steeds naar beneden zakken en de laagste plaats in de cel innemen. Maar bij dit alles moet opgemerkt worden, dat die zetmeelkorrels meestal alleen in de jonge cellen te vinden zijn, terwijl zij er later uit verdwijnen; daarom is in volwassen stengels de grens tusschen schors en centralen cilinder dikwijls niet meer aan te geven. Het is dan ook zeer goed te begrijpen, dat oudere onderzoekers een dergelijke scheiding

tusschen de weefsels niet maakten en dat er ook thans nog botanici zijn, die van deze indeeling niet willen weten.

Er zijn nog wel meer bezwaren tegen de *stelairtheorie* in het midden gebracht. Vooral die gevallen, waar meer dan één stele wordt aangetroffen, zooals men die bij de varenachtige planten zoo algemeen vindt, leveren moeilijkheden op en daar worden tamelijk ingewikkelde hulphypothesen ter hand genomen om de

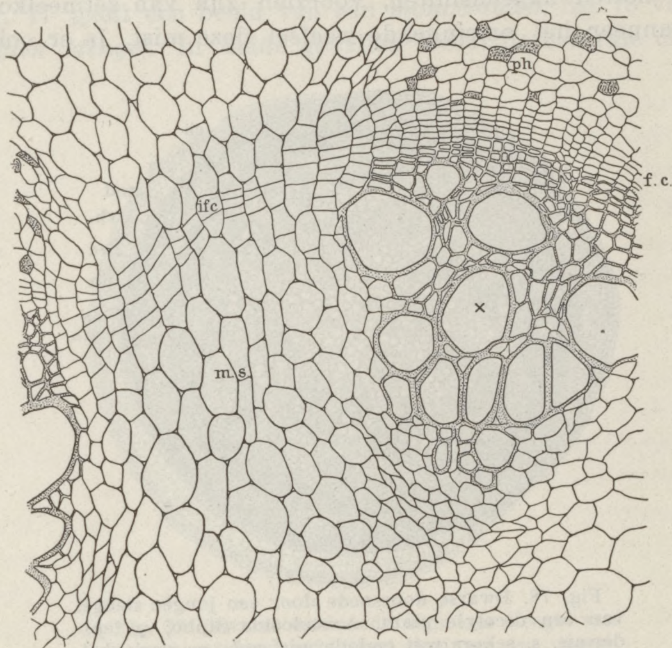


Fig. 79. Stengel van Aristolochia Sipho, iets ouder dan die van fig. 78, dwars doorgesneden; *ms.* mergstraal, *x.* xyleem, *ph.* phloeem, *f.c.* fasciculair cambium, *if.c.* interfasciculair cambium. Vergr. 250.

theorie te redden. Zoo straks zal daarover nog wel iets gezegd worden; nu zullen wij voorloopig alleen het gewone geval bespreken, dat er slechts één enkele centrale cilinder te vinden is.

Het buitenste deel van den centralen cilinder draagt ook hier den naam *pericykel*, maar terwijl dit in wortels meestal slechts uit één enkele laag van cellen bestaat, is het in stengels gewoonlijk veel dikker. Het buitenste deel van het pericykel is dan dikwijls sklerenchymatisch ontwikkeld zoo als in de

beide gevallen, die in de fig. 77 en 78 zijn afgebeeld. Daarom is daar de grens met de schors zoo scherp aan te geven. Het binnenste deel van het pericykel is meestal meer parenchymatisch van aard; de grens naar binnen toe is moeilijk te vinden. Daar, waar vaatbundels liggen, vormen deze de natuurlijke begrenzing van het pericykel naar binnen toe, maar daartusschen moet men een min of meer denkbeeldige lijn aannemen voor die grens.

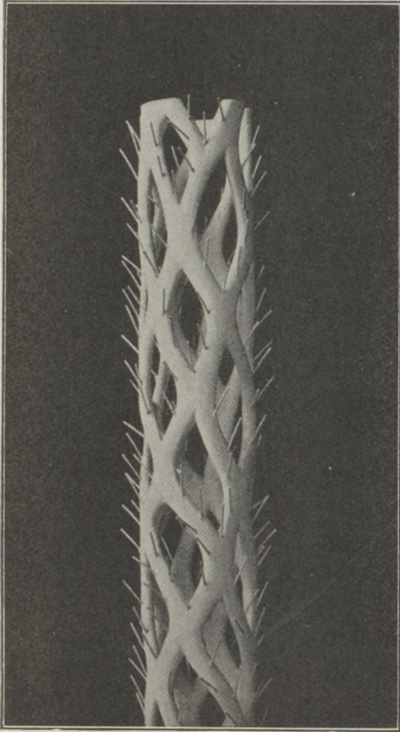


Fig. 80. Ligging van de schizostelen bij een varen, Pteris aquilina. De schizostelen liggen in een cilindervlak met openingen op de plaatsen, waar de bladen te vinden zijn; daarheen gaan de kleine bundeltjes, die naar buiten uitsteken. Naar een model.

Er bestaat nu verder verschil tusschen den bouw van een *monocotylen* en dien van een *dicotylen* stengel. Bij *Monocotylen* vindt men binnen het pericykel een groot aantal vaatbundels in zoogenaamde *verspreide ligging* (fig. 77) met daartusschen *mergstraalweefsel.* Naar de peripherie liggen de vaatbundels dichter bijeen dan in het centrum; hoe dat komt, zal zoo dadelijk behandeld worden, wanneer de loop van de vaatbundels in een stengel nog aan een nadere beschouwing wordt onderworpen.

Bij *Dicotylen* vindt men één enkelen kring van vaatbundels, waarbinnen een *merg* ligt, terwijl tusschen de vaatbundels *mergstralen* of *mergverbindingen* worden aangetroffen (fig. 78 en voor meer details 79). Zoowel merg als mergstralen zijn meestal parenchymatisch van bouw; in het merg kunnen door verscheuring groote holten optreden en op die wijze ontstaan dan de holle stengels, die b.v. bij de *Umbelliferae* worden aangetroffen.

Zooals reeds gezegd werd, komen er gevallen voor, waar in

een stengel meer stelen liggen, zooals bij *Primula* en *Gunnera*. Meer algemeen vindt men dit bij varens en daar wordt in sommige gevallen gedacht aan een splijting van de stele in een zeker aantal *schizostelen,* zooals b.v. bij het gewone adelaarsvaren (*Pteris aquilina*). Men kan zich voorstellen, dat het schorsweefsel dan is binnengedrongen in het centrum van den stengel,

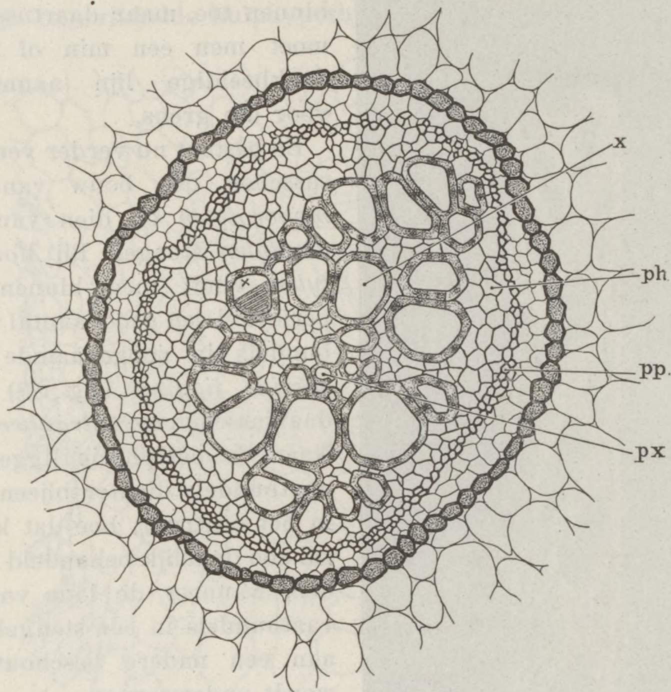


Fig. 81. Een enkele schizostele van Pteris aquilina, dwars; *x.* xyleem, *px.* protoxyleem, bij × een laddervormig gestippeld tusschenschot, *ph.* phloeem, *pp.* protophloeem, daarbuiten het pericykel en de zoogenaamde endodermis, nog meer naar buiten sklerenchymatisch verdikte cellen van de schors en parenchymatische schorscellen. Vergr. 70.

zoodat de stele in een aantal van die schizostelen gedeeld is. Op de dwarse doorsnede ziet het er dan juist uit als bij een *dicotylen* stengel en men zal de schizostelen aanzien voor vaatbundels; dat is inderdaad vroeger geschied, toen men deze dingen concentrische vaatbundels noemde. Maar het maakt een anderen indruk, wanneer men het geheel van een stengel overziet, zooals dit in fig. 80 is weergegeven, waar men een anastomoseerende

massa schizostelen waarneemt, die samen een cilinder vormen met een aantal openingen, die juist vóór de inhechtingsplaatsen van de bladen gelegen zijn.

Een enkele schizostele vindt men afgebeeld in fig. 81; men

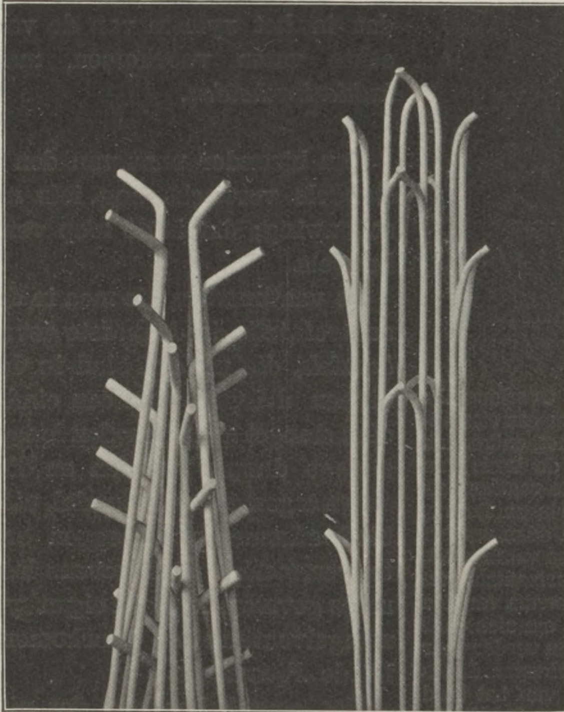


Fig. 82. Vaatbundelverloop, links bij een Monocotyl en rechts bij een Dicotyl (Mentha). Bij het rechtsche schema komen uit elk blad twee vaatbundels, die in de peripherie van den stengel overlangs verloopen en zich twee leden lager aanleggen tegen de vaatbundels uit het blad, dat juist onder het eerste in dezelfde orthostiche gelegen is; de bladstand is hier kruiswijs. De linksche figuur is sterk geschematiseerd. Naar een model.

ziet daar een xyleemmassa, die zich van twee punten uit ontwikkelt; die protoxyleembundels liggen juist in de beide brandpunten van de ellips, die den omtrek van de schizostele aangeeft; in de figuur is de ellips bijna tot cirkel geworden, vandaar dat er ook slechts één protoxyleembundel — bij *px* — te vinden is. Buiten om de xyleemmassa heen ligt het phloeem, terwijl het

protophloeem peripherisch is gelegen. Daaromheen ziet men twee lagen van cellen, die er uitzien als pericykel en endodermis, maar die inderdaad beide ontstaan zijn uit de binnenste laag van schorscellen, die zich in tweeën gedeeld heeft. Het is wellicht goed, er hier nog eens op te wijzen, dat in het xyleem van de varens geen echte vaten voorkomen, maar alleen *laddertracheïden.*

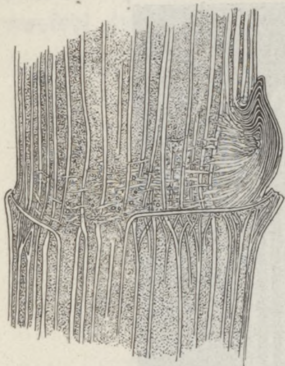


Fig. 83. Overlangsche doorsnede door een stengelknoop van het suikerriet. Men ziet uit de basis van de bladscheede vaatbundels naar binnen dringen. Rechts, juist uit het midden van het blad, komt een vaatbundel, die bijna horizontaal tot voorbij het centrum van den stengel loopt, om zich daar om te buigen en verder naar beneden te verloopen. Links uit den rand van het blad een veel kleiner bundeltje, dat dadelijk schuin naar beneden verloopt en zich reeds bij de peripherie van den stengel naar beneden keert. Men ziet verder een aantal bundels uit hoogere bladen afkomstig, die door den knoop heen loopen en tal van anastomosen, ook met het netwerk, dat samenhangt met den okselknop. $^2/_3$ nat. gr.

Een bizonder punt van den bouw der stengels vereischt nog iets nadere beschouwing; dat is de loop van de vaatbundels.

De vaatbundels, die men in den stengel aantreft, zijn in de meeste gevallen *bladbundels,* die uit een blad in den stengel binnen dringen, dan een eind ver door dien stengel naar beneden loopen, daarbij allengs dunner worden en die zich ten slotte tegen een vaatbundel, uit een lager blad afkomstig, aanleggen om hiermee te versmelten. Daarnevens kan in zeldzame gevallen nog een eigen systeem van stengelvaatbundels voorkomen, zoo b.v. bij de *Piperaceae.*

Het aantal bundels, dat uit elk blad in den stengel binnendringt, hangt samen met de breedte van de inhechtingsplaats van het blad. Is die zeer smal, dan vindt men meestal maar één enkelen vaatbundel, terwijl bij breede bladscheeden, zooals bij de grassen, een heele kring van vaatbundels aan elken knoop in den stengel binnendringt. In dit laatste geval is de vaatbundel, uit de middelnerf afkomstig, het dikste, terwijl de dunste bundels aan den rand gevonden worden.

De verdere loop van de vaatbundels geschiedt nu volgens twee algemeene typen, die men met den naam *Dicotylen-* en

Palmentype bestempelt, naar de groep van planten, waar deze wijze van verspreiding het meeste voorkomt (fig. 82).

Bij het *Dicotylentype* gaan de vaatbundels door de schors heen naar binnen in den centralen cilinder, buigen zich dan om en verloopen nu evenwijdig aan den omtrek van den stengel; na één of meer internodiën doorloopen te hebben, leggen zij zich tegen een vaatbundel uit een lager blad aan. Het spreekt wel haast vanzelf, dat de verdere loop van deze vaatbundels min of meer zal samenhangen met den bladstand, zooals ook uit de fig. 82 rechts kan blijken.

Bij het palmentype, dat in fig. 83 nog eens meer in bizonderheden voor het suikerriet is afgebeeld, loopen de vaatbundels naar binnen door tot ongeveer het midden van den centralen cilinder (dat doet ten minste de dikste vaatbundel uit de middennerf, de overige gaan minder diep), daarna buigen zij zich om en verloopen nu zeer weinig schuin naar buiten, zoodat zij ten slotte aan de peripherie van den centralen cilinder uitkomen en zich daar tegen andere vaatbundels aanleggen, waarmee zij dan versmelten. Is de stengel sterk in de lengte gerekt, dan is de schuine loop zóó weinig opvallend, dat het er uitziet, alsof die vaatbundels vrij wel evenwijdig aan den omtrek verloopen.

§ 23. Het blad.

De zijdelingsche deelen van een spruit noemt men bladen, met dien verstande, dat de groei van een blad beperkt is en dat bladen eerder ontstaan dan de spruiten, die in hun oksel gezeten zijn.

Intusschen zijn er bladen bekend, wier groei zeer lang voortgaat, zooals bij verschillende varens, vooral *Gleichenia's*, en bij het merkwaardige geslacht *Welwitschia* (ook wel *Tumboa* geheeten). Hier bestaat de geheele plant uit een zeer kort stammetje met twee lange vleezige bladen, die op den grond liggen en die, terwijl zij aan hun top afsterven, aan hun basis voortdurend verder groeien; de plant behoort thuis in de woestijnen van het Westelijk deel van Zuid-Afrika (Kalahari, enz.).

Wanneer hier gezegd werd, dat bladen zijdelings ontstaan, dan verdient het wellicht vermelding, dat er onderzoekers zijn, die van meening zijn, dat elk blad één geheel uitmaakt met een

stuk van den stengel, welk geheel met den naam *cauloom* wordt bestempeld; de stengel zou volgens deze opvatting opgebouwd zijn uit een reeks van *bladvoeten* of *phyllopodiën*, die op verschillende wijze door elkaar heen gegroeid zouden zijn. Elk blad zou dan dus het einde van een cauloom vormen. Nog een andere theorie, de *pericauloomtheorie*, wil, dat er in het centrum van den stengel een eigen stengeldeel aanwezig zou zijn, dat echter omschorst zou worden door de bladvoeten. Een discussie over deze theorieën te beginnen, ligt buiten het bestek van dit leerboek; het leek alleen gewenscht, even op het bestaan er van opmerkzaam te maken.

Bij de ontwikkeling van een blad ontstaat gewoonlijk eerst de *bladvoet*, pas later de *bladschijf* en het laatste de *bladsteel*. Elk van deze deelen kan trouwens ook ontbreken.

De bladvoet kan zich ontwikkelen tot een bladscheede, zooals die bij de grassen of de *Umbelliferae* voorkomt; meestal echter ontstaan daaruit de *steunblaadjes* of *stipulae*, die ten getale van 2 aan den voet van den bladsteel gevonden worden.

De meeste steunblaadjes vallen zeer spoedig af, ook wanneer zij groot zijn en een rol spelen bij de bescherming van de bladdeelen in den knoptoestand; dit is o.a. bij *Begonia* het geval en bij *Magnolia* en *Ficus*, waar zij bovendien vergroeid zijn. Somtijds echter zijn zij grooter en meer blijvend, waarbij zij de bladschijf als assimileerend orgaan geheel of ten deele vervangen, zooals bij de viooltjes en de erwt. Ook kunnen zij met den bladsteel vergroeid zijn, zooals bij de roos; bij decussate bladen kunnen twee steunblaadjes telkens met elkaar tot een geheel vereenigd zijn, zooals bij de hop en bij de *Rubiaceae*. Ook het *kokertje*, de *ochrea* der *Polygonaceae* behoort tot de stipulairvormingen.

De knopschubben bestaan dikwijls alleen uit den bladvoet en nu komt het bij sommige boomen voor (b.v. de eschdoorn), dat er bij de ontwikkeling van de jaarloot overgangsvormen te vinden zijn tusschen zulk een knopschub en een gewoon blad, waarbij de bladschijf dan allengs grooter en langzamerhand ook de bladsteel zichtbaar wordt, terwijl de bladvoet in ontwikkeling achterblijft.

De vorm van de bladschijf kan hier buiten bespreking blijven; alleen dient opgemerkt, dat de wijze van vertakking gewoonlijk pas laat in de ontwikkeling tot uiting komt; het centrale deel

van een blad strekt zich pas laat en zoo kan een jong blad er handvormig uitzien, terwijl door het later uitgroeien van het centrum zulk een blad ten slotte toch gevind wordt. Dit verklaart ook, waarom men zoo dikwijls de twee vormen van vertakte bladen bij eenzelfde plant aantreft.

Een bladsteel zonder bladschijf treft men aan bij sommige soorten van het geslacht *Acacia;* deze zoogenaamde *phyllodiën* staan verticaal. Dat men hier inderdaad met bladschijven te maken heeft, blijkt vooreerst bij zulke gevallen als *Acacia heterophylla*, waar alle mogelijke overgangen tusschen gewone dubbel-gevinde bladen en phyllodiën worden aangetroffen en ten tweede uit de kiemplantjes, die gewoonlijk eerst normale bladen bezitten, terwijl pas later de phyllodiën zich vormen. In den laatsten tijd is de meening verdedigd, dat de bladen der meeste *Monocotylen* zulke phyllodiën zouden zijn.

Aan de meeste planten vindt men verschillende soorten van bladen; gaat men van de kiemplant uit, dan treft men eerst de cotylen aan (2 bij *Dicotylen*, 1 bij *Monocotylen*, meer bij *Gymnospermen*). Deze kunnen boven den grond voorkomen en dan groen zien, zoodat zij somtijds het uiterlijk bezitten van gewone bladen, maar zij kunnen ook in het zaad besloten blijven; van het eerste levert de gewone witte boon een voorbeeld, van het laatste de tuinboon. Wanneer de cotylen in het zaad blijven, ontwikkelen zij zich somtijds tot een zuigorgaan, dat het voedsel uit het zaad tot oplossing brengt, dit opneemt en het naar de jonge plant toevoert; dit treft men b.v. aan bij de palmen.

Dan zitten onder de gewone groene bladen, trouwens ook bij elke jaarloot, de zoogenaamde *onderbladen* (Duitsch *Niederblätter*), die iedereen kent in den vorm van knopschubben.

Boven de gewone groene bladen, die men in engeren zin als bladen aanduidt, kunnen *bovenbladen* zitten (Duitsch *Hochblätter*); daartoe behooren schutbladen en draagbladen, steelblaadjes, omwindselblaadjes, bloeischeede, in één woord al die bladen, die tusschen de gewone groene bladen en de bladachtige deelen van de bloem gezeten zijn.

De bladen eindelijk, die de bloem samenstellen, zullen hier niet verder behandeld worden; voor zoover noodig, komen wij daarop terug bij de bespreking van de voortplanting.

Het hier behandelde wordt niet gerekend onder de *heterophyllie*,

d.i. het verschijnsel, dat eenzelfde plant twee vormen van bladen voortbrengt; daarbij wordt dan echter meer in het bizonder gedacht aan gewone groene bladen. Bovendien moeten die vormen dan nog sterk uiteenloopen, wanneer deze term gebezigd wil worden. Het treedt vooral daar op, waar twee vormen van spruiten met verschillenden bladstand worden aangetroffen; het bekendste is het daar bij de klimop (fig. 84 en 85). Een ander voorbeeld, dat dikwijls genoemd wordt, vindt men bij de Australische gomboomen (*Eucalyptus Globulus*), die vroeger in Zuid-Europa zoo veel werden aangeplant, omdat men meende, dat daardoor de malaria verdwijnen zou. Hier vormen de planten eerst zittende kruiswijsstaande bladen, die een horizontalen stand hebben, later verspreide gesteelde hangende bladen, die sikkelvormig zijn.

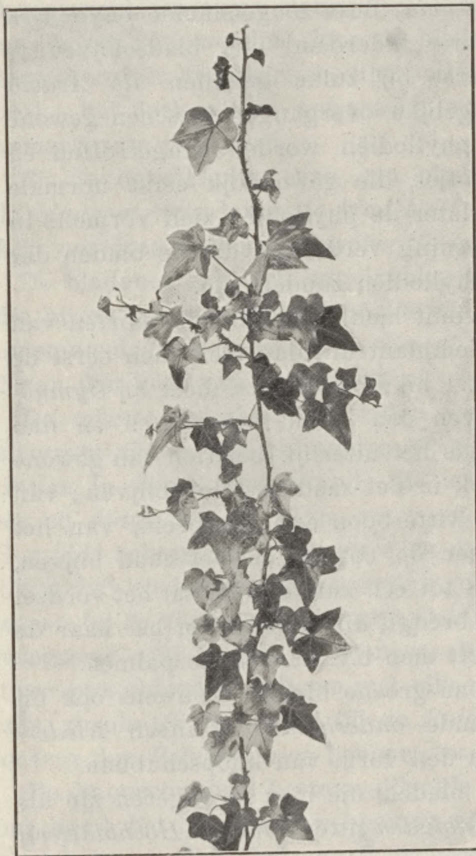


Fig. 84. Dorsiventrale, plagiotrope spruit van de klimop met hechtwortels.

Het laatstgenoemde voorbeeld nadert tot die gevallen, waar in de jeugd van de plant andere bladen worden gevormd dan later. Dit is geen eigenlijke heterophyllie. Voor zoover hierover niet reeds het een en ander gezegd is bij de bespreking van de beteekenis van de ontogenie voor de phylogenie, zal er later nog kort over gehandeld worden, wanneer de experimenteele morphologie ter sprake komt.

Wat den anatomischen bouw van het blad betreft, kan gezegd worden, dat men rondom steeds een epidermis aantreft met stomata; daaronder ligt een weefsel, dat bladgroen bevat en dat men *bladmoes* of *mesophyl* noemt, terwijl daarin hier en daar vaatbundels te vinden zijn, die omgeven zijn door een vast aaneensluitende scheede van mesophylcellen.

Wij zullen zoo dadelijk trachten deze struktuur te voegen in

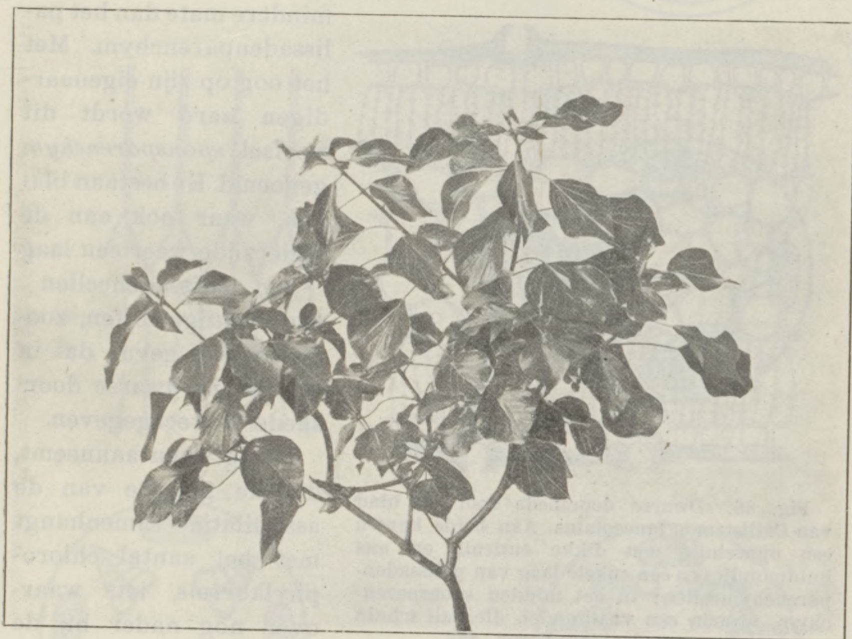


Fig. 85. Radiair symmetrische, orthotrope spruit van de klimop.

het schema, dat wij reeds kennen voor stengel en wortel, willen nu alleen eerst even nagaan, hoe het mesophyl gebouwd is.

Het blijkt, dat dit bladmoes niet bij alle bladen dezelfde struktuur bezit, maar met het oog op de beperking van de stof, die dit leerboek noodzakelijk maakt, zal het goed zijn, hier alleen het meest voorkomende type te bespreken. Men vindt daar aan de bovenzijde van het blad onder de epidermis een weefsel, bestaande uit min of meer cilindrische, aan de uiteinden eenigszins afgeronde cellen met veel chlorophyl, die lange, nauwe intercel-

lulaire holten tusschen zich open laten; dit wordt met den naam *palissadenparenchym* aangeduid. Somtijds is er één enkele laag van palissadencellen, maar er kunnen er ook meer voorkomen. Dikwijls zitten de palissadencellen met hun binnenste uiteinde bij twee of meer bijeen op zoogenaamde *verzamelcellen*.

Het bladmoes aan de onderzijde van het blad bestaat uit een zeer los weefsel met groote intercellulaire holten (zie fig. 44); de cellen bevatten ook wel chlorophylkorrels, maar in veel mindere mate dan het palissadenparenchym. Met het oog op zijn eigenaardigen aard wordt dit weefsel *sponsparenchym* genoemd. Er bestaan bladen, waar ook aan de onderzijde weer een laag van palissadencellen wordt aangetroffen, zooals in het geval, dat in fig. 86 in dwarse doorsnede is weergegeven.

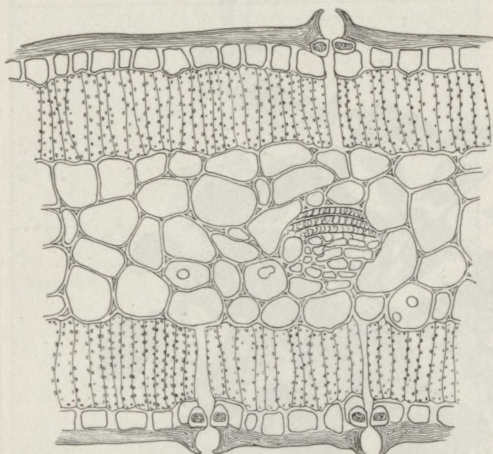


Fig. 86. Dwarse doorsnede door een blad van Callistemon lanceolatus. Aan beide kanten een opperhuid met dikke cuticula en met huidmondjes en één enkele laag van palissadenparenchymcellen; in het midden sponsparenchym, waarin een vaatbundel, die half schuin doorgesneden is. Vergr. 225.

Omdat men aanneemt, dat de grootte van de assimilatie samenhangt met het aantal chlorophylkorrels, iets waarover nog nader bij de physiologie gehandeld zal worden, heeft men zich de moeite gegeven het aantal korrels in de twee groepen van bladmoescellen te tellen; daarbij heeft men o.a. de volgende cijfers gevonden. Deze geven aan in $^0/_0$, hoeveel van de bladgroenkorrels in het palissadenparenchym en hoeveel in het sponsparenchym worden aangetroffen: *Ricinus communis* 82—18, *Helianthus annuus* 73—27, *Bellis perennis* 67—33.

De vaatbundels zijn op te vatten als schizostelen, die omgeven zijn door een bizondere endodermis, de zooeven genoemde mesophylscheede. Deze vaatbundels loopen in de nerven en de dunste daarvan zijn gewoonlijk door niets anders gekenmerkt dan door de aanwezigheid van zulk een vaatbundel (zie fig. 44).

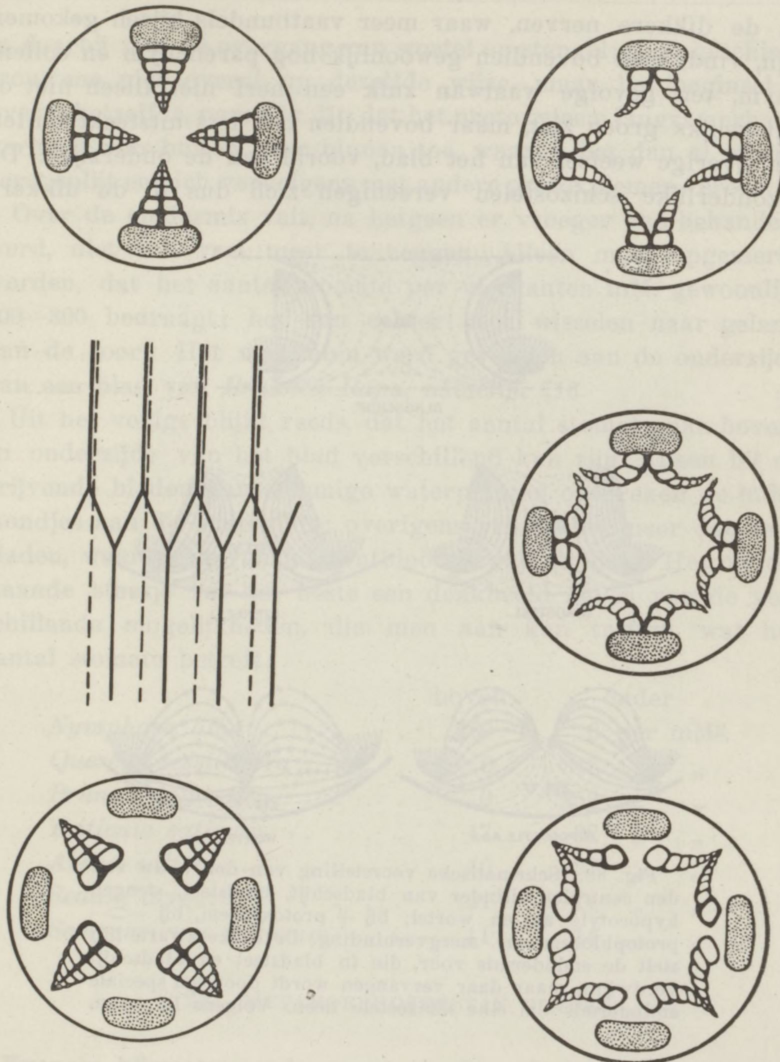


Fig. 87. Schematische voorstelling van den overgang van den bouw van stengel op wortel bij een dicotyle plant; alleen de centrale cilinder is geteekend, zoodat de zwarte cirkel de endodermis moet voorstellen. Links boven, stengel met 4 vaatbundels, phloeem gestippeld, xyleem als zwarte kringen geteekend. Links onder de wortel met 4 xyleemstralen afwisselend met 4 phloeembundels. Rechts in 3 boven elkaar staande figuren de struktuur van de hypocotyle as; men ziet duidelijk, hoe de overgang plaats heeft. Links in het midden zijn de xyleem- en phloeembundels overlangs geteekend en wel voorgesteld, alsof stengel en wortel opengeknipt waren en daarna plat gelegd; de getrokken lijnen stellen het xyleem voor, de gebroken lijnen het phloeem. Volgens BONNIER.

In de dikkere nerven, waar meer vaatbundels bijeen gekomen zijn, vindt men bovendien gewoonlijk nog parenchym en collenchym, ten gevolge waarvan zulk een nerf niet alleen niet of nauwelijks groen ziet, maar bovendien ook iets uitsteekt buiten het overige weefsel van het blad, vooral aan de onderzijde. De afzonderlijke schizostelen vereenigen zich dus in de dikkere

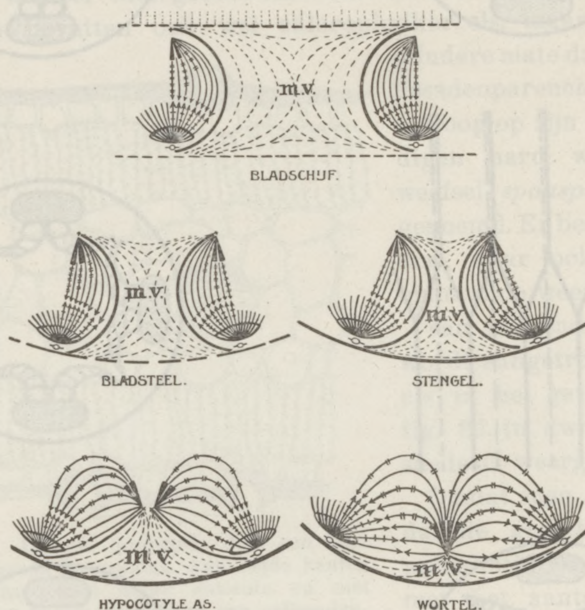


Fig. 88. Schematische voorstelling van den bouw van den centralen cilinder van bladschijf, bladsteel, stengel, hypocotyle as, en wortel; bij + protoxyleem, bij —⊂⊃— protophloeem, *mv.* mergverbinding. De dikke zwarte lijn stelt de endodermis voor, die in bladsteel en bladschijf verdwijnt, maar daar vervangen wordt door een speciale endodermis om elke schizostele heen. Volgens BONNIER.

nerven en vooral in den bladsteel, waar men dan soms heele vaatbundelcomplexen kan zien liggen.

Het mesophyl is op te vatten ten deele als schors, ten deele ook als merg. Het beste kan dit blijken, wanneer men de schematische figuren bestudeert, die in fig. 87 en 88 aangeven den bouw van den wortel, van de hypocotyle as, van den stengel, den bladsteel en het blad. Een nauwkeurige vergelijking doet zien, hoe deze strukturen geleidelijk in elkaar overgaan. Het moeilijkst

is daarbij nog de overgang van wortel op stengel; deze geschiedt trouwens niet overal op dezelfde wijze, maar het beginsel is overal hetzelfde, namelijk dit, dat het protoxyleem langzamerhand verhuist van buiten naar binnen toe, waarbij het dan al of niet eerst splijt en zich vervolgens met andere protoxylemen vereenigt.

Over de epidermis valt, na hetgeen er vroeger van behandeld werd, niet zoo veel meer te zeggen. Alleen moet opgemerkt worden, dat het aantal stomata per vierkanten mM. gewoonlijk 100—300 bedraagt; het kan echter zeer wisselen naar gelang van de soort. Het maximum werd gevonden aan de onderzijde van een blad van *Brassica Rapa*, namelijk 716.

Uit het vorige blijkt reeds, dat het aantal stomata aan boven- en onderzijde van het blad verschillend kan zijn. Alleen bij de drijvende bladen van sommige waterplanten ontbreken de huidmondjes aan de onderzijde; overigens vindt men meer dan eens bladen, waar de bovenzijde ontbloot is van stomata. Het onderstaande staatje zal het beste een denkbeeld geven van de verschillende mogelijkheden, die men aan kan treffen, wat het aantal stomata betreft:

	boven	onder	
Nymphaea alba	460	0	per mM².
Quercus sessiliflora	0	346	„ „
Prunus domestica	0	253	„ „
Triticum sativum	47	32	„ „
Avena sativa	40	27	„ „
Sedum acre	21	14	„ „
Sempervivum tectorum . .	11	14	„ „

§ 24. Metamorphosen van bladen.

Evenals bij metamorphosen van andere deelen, kan men zich ook hier afvragen, hoe ver men dit begrip moet uitstrekken. Wij zullen het ook thans in zeer ruimen zin nemen en dientengevolge sommige deelen nog even bespreken, die reeds vroeger behandeld werden.

In de eerste plaats kan men de *bracteeën* als gemetamorphoseerde bladen opvatten, hoewel men ze ook eenvoudig onder de bovenbladen kan opsommen. Hierbij kan men dan onderscheid maken tusschen een *schutblad*, dat een enkele bloem in

den oksel heeft, en een *draagblad*, in welks oksel een geheele bloeiwijze gevonden wordt. Een krans van dergelijke deelen wordt *omwindsel* genoemd; men vindt dit, waar het schutbladen betreft b.v. bij *Anemone*, waar het draagbladen betreft b.v. bij de *Umbelliferae* of de *Compositae*. De *bloeischeede* of *spatha* der aronskelken is als een gemetamorphoseerd draagblad te beschouwen.

Vele bladen zijn vervormd tot *droge schubben*, zooals men die aan tal van knoppen vindt; zij komen echter ook voor, waar de stengel de functie van het blad heeft overgenomen, zooals bij de *Cacteae*; bovendien bij onderaardsche spruiten, zooals wortelstokken en knollen, terwijl daarentegen bij bollen *vleezige schubben* worden aangetroffen.

Wat *bladdoornen* betreft, kan men vooreerst het geval aantreffen, dat alleen de nerven in doornen uitloopen, zooals bij de hulst of de *Mahonia aquifolia;* verdwijnt nu het bladmoes geheel, dan ontstaan zulke doornen als bij *Berberis*. Bij het geslacht *Citrus* is het laagste blad van de okselspruit tot een doorn gemetamorphoseerd, bij *Robinia pseud-acacia*, de zoogenaamde acacia van onze wegen, zijn het de steunblaadjes, die in doornen veranderd zijn. Ditzelfde treft men ook bij sommige Zuid-Amerikaansche soorten van *Acacia* (*sphaerocephala, cornigera,* enz.) aan. Daar zijn die deelen echter hol en strekken tot woonplaats van mieren, die de plant zouden verdedigen tegen den aanval van bladetende mieren; het zouden dus *myrmecophile* planten zijn.

Bladranken komen veel voor en wel in zeer verschillende ontwikkeling. Een rankenden bladsteel vindt men b.v. bij *Tropaeolum* (Oost-Indische kers) en *Clematis,* een rankenden bladtop bij *Gloriosa* en *Flagellaria*. Samengestelde bladen, waarvan de eind- of zijblaadjes in ranken gemetamorphoseerd zijn, kan men vinden bij *Pisum* (de erwt) of *Lathyrus* of *Cobaea*. Bij *Bignonia* wordt hetzelfde aangetroffen, maar daar is aan het uiteinde van de ranken een inrichting, die herinnert aan de nagels van katten; men spreekt daar wel van *klauwranken*. Eindelijk worden ook de meest gevoelige ranken, die men kent, die der *Cucurbitaceae* (de komkommerachtigen), opgevat als bladranken.

Bladen, die tot *urnen* gemetamorphoseerd zijn, vindt men bij sommige insectenetende planten. Deze worden later nog uit-

voeriger behandeld, wat hun functie betreft; nu wordt uitsluitend hun bouw in het oog gehouden.

Het bekendste zijn de bekers van het geslacht *Nepenthes,* dat zijn hoofdverspreidingsgebied heeft in Insulinde en daarbuiten slechts zeer sporadisch voorkomt. Het zijn planten, die een wortelrozet van bekerbladen vormen, terwijl daaruit voor den



Fig. 89. Nepenthes phyllamphora klimmend in het oerwoud op Java.

dag komen klimmende stengels, waaraan eveneens bekerdragende bladen zitten (fig. 89). Het onderste schijfvormige deel van zulk een blad is de bladscheede, daarop volgt de rankende bladsteel, terwijl de schijf urnvormig is. Oorspronkelijk is zulk een beker gesloten, waarbij de bladtop zich als een klein uitstekend puntje voordoet; later opent zich het deksel en wel zoodanig, dat de

bladtop bij het scharnier blijft zitten. Bekers, die eenmaal geopend zijn, sluiten zich niet meer.

Een tweeden vorm van urn vindt men bij de geslachten der *Sarraceniaceae*, dus *Sarracenia* (zie fig. 170), *Heliamphora* en *Darlingtonia*. Daar is een zeer korte bladsteel, die zich min of meer verbreedt tot een bekervormig blad, dat verticaal staat, met andere bladen samen tot een wortelrozet vereenigd; de top van hetgeen men hier deksel zou kunnen noemen, is ook bladtop.



Fig. 90. Dischidia Rafflesiana op Java; bij *v.* vruchten. Foto Dr. DOCTERS VAN LEEUWEN.

Bij *Cephalotus follicularis* uit West-Australië komen urnen voor, die niets met insectivorie te maken zouden hebben; daar is het deksel oorspronkelijk naar beneden gekeerd, maar komt door een kanteling van de urn naar boven te liggen. Een andere plant, waar bekers voorkomen, die ook met insectivorie niets te maken hebben, is *Dischidia Rafflesiana* van Java, waar de bladen zoodanig ingestulpt zijn, dat de onderkant binnen komt te liggen; in die urnen groeien een aantal wortels, die uit den voet van den bladsteel afkomstig zijn. De plant is een wortelklimmer, die ook nog wel normale bladen voortbrengt (zie fig. 90).

Ook de *blaasjes* van het blaasjeskruid *(Utricularia)* kunnen hier genoemd worden als vervormde bladslippen (zie fig. 171); deze vinden later een nadere bespreking bij de behandeling der *Insectivoren.* Ik wil er hier alleen op wijzen, dat onze *Utricularia's* waterplanten zijn, maar dat er in de gebergten van Zuid-Amerika landvormen voorkomen, die in het bezit zijn van gewone bladen en daarnevens in den grond aan de rhizomen kleine blaasjes vormen, overeenstemmende met die van de watervormen; verschillende van deze land-*Utricularia's* worden in onze kassen gekweekt.

§ 25. Het ontstaan der primaire weefsels. Primaire meristemen.

Wanneer een ééncellig organisme zich deelt, dan zijn de zoo ontstane cellen gewoonlijk gelijkwaardig en ook weer gelijk aan de moedercel; zoo is het b.v. bij *Bacteriën.* Alleen kan er een klein verschil zijn, dat de opvolgende deelingen plaats hebben in vlakken, die loodrecht op elkaar staan; blijven nu de zoo ontstane cellen nog min of meer met elkaar vereenigd, dan ontstaan er pakjes van cellen, zooals bij het geslacht *Sarcina,* een bacterie, waarvan verschillende soorten veel in lucht voorkomen, maar waarvan ook een vertegenwoordiger in de maag te vinden is (fig. 91).

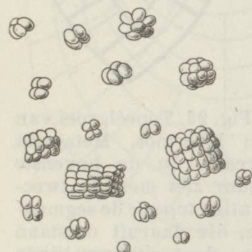


Fig. 91. Sarcina. Bolvormige cellen met deelingen in 3 loodrecht op elkaar staande richtingen, die in pakjes bijeen blijven liggen. Vergr. 670.

Bij meercellige lagere organismen kunnen de verschillende cellen gelijkwaardig zijn en alle het vermogen bezitten zich te deelen, zooals bij *Spirogyra.* Wanneer een dergelijke cel zich gedeeld heeft, is er geen onderscheid te zien tusschen de twee nieuw ontstane cellen.

Intusschen zijn er reeds onder de *Thallophyten* zeer vele, die een verdere differentieering aanwijzen, waarbij een *top* en een *basis* kunnen worden onderscheiden, waar die basis vooral de organen voortbrengt, die de plant aan het substraat vasthechten, terwijl de top vooral voor den verderen groei dienst doet. Aan dien top vindt men dan het *groeipunt* of het *vegetatiepunt.*

Bij vele lagere planten bestaat dit groeipunt uit één enkele

cel, die dan met den naam *topcel* bestempeld wordt. Deze topcel is *meristematisch,* d.w.z. zij bevindt zich in een toestand van deeling en wel zoodanig, dat bij die deeling twee cellen ontstaan, waarvan de eene weer topcel is, de andere daarentegen, hetzij dadelijk, of na nog eenige deelingen te hebben ondergaan, tot volwassen cel wordt. Als voorbeeld wijs ik op fig. 92, waar een topcel van het wier *Halopteris* is afgebeeld, en op fig. 93, waar de tweekantige topcel van het levermos *Metzgeria* is weergegeven. In beide gevallen is tevens te zien, hoe vertakking tot stand komt, terwijl bij *Metzgeria* die vertakking zoo dicht bij den top plaats heeft, dat het den indruk maakt van

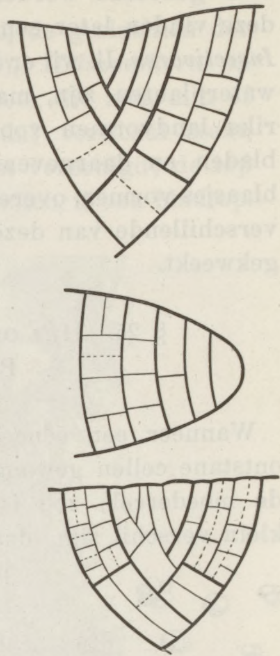


Fig. 93. Topcelgroei van een levermos, Metzgeria furcata. In de bovenste figuur ziet men de tweekantige topcel; de segmenten, die daaruit ontstaan zijn, door dikkere lijnen aangegeven; in deze segmenten treden dan later weer verdere deelingen op. De middelste figuur stelt een doorsnede loodrecht op de bovenste figuur voor. In de onderste figuur is een nieuwe topcel gevormd dichtbij de bestaande, zoodat men later den indruk krijgt van dichotomie, hoewel deze hier toch niet echt is, omdat de topcel zelf zich niet in twee topcellen gedeeld heeft. Zeer schematisch.

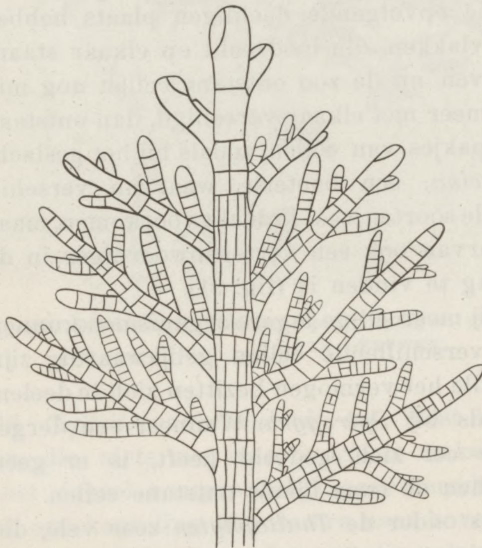


Fig. 92. Topcelgroei van een bruin wier, Halopteris filicina; de vertakking ontstaat, doordat een celwand in den vorm van een horlogeglas optreedt; half schematisch. Volgens OLTMANNS.

dichotomie, wanneer men niet zeer nauwkeurig waarneemt.

Bij de varens en de paardestaarten vindt men nu een driekantige topcel, dus een driekantige piramide met een gewelfd grondvlak (zie fig. 94). De deelingen van deze cel vinden achtereenvolgens plaats evenwijdig aan een van de drie kanten, waardoor dus drie overlangsche reeksen van cellen ontstaan; ten gevolge van verdere deelingen, die deze cellen ondergaan, behoeven deze drie rijen later niet altijd meer duidelijk zichtbaar te zijn. Zulk een topcel wordt bij deze planten aan den top van de spruiten gevonden, terwijl aan den worteltop de zaak nog iets ingewikkelder is, omdat er deelingen bijkomen, evenwijdig aan het bolvormige grondvlak van de topcel. Deze deelingen geven het aanzijn aan het wortelmutsje (fig. 94).

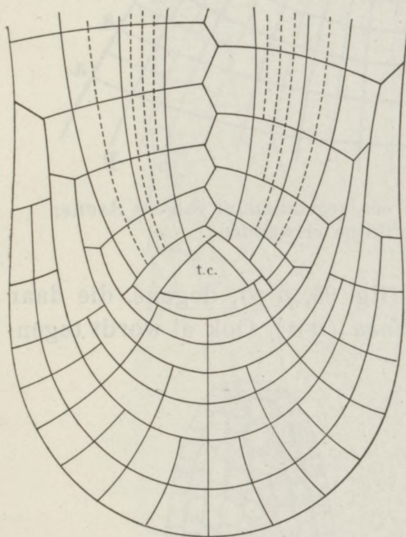


Fig. 94. Overlangsche doorsnede door een varenwortel; *tc.* topcel. Schematisch.

Hoewel bij sommige *Lycopodiaceae* nog een vierkantige topcel wordt aangetroffen, gaat een dergelijke cel bij deze groep van planten toch meestal verloren; wij vinden hier dan een toestand, zooals die bij alle hoogere planten aan het vegetatiepunt wordt aangetroffen; deze zal thans nader beschreven moeten worden.

In het vegetatiepunt van een hoogere plant, hetzij van wortel of spruit, vindt men een *groep* van cellen, die door hun deelingen de volwassen weefsels doen ontstaan; men bestempelt deze samen met den naam *meristeem.*

Wanneer men een denkbeeld wil krijgen van de ligging van de cellen in een dergelijk meristeem, dan kan men daarvoor het best een schema van Sachs gebruiken, dat, hoewel niet geheel juist, toch een tamelijk goede voorstelling van een vegetatiepunt van een spruit geeft (fig. 95). Stelt men zich voor een reeks van confocale parabolen, die loodrecht gesneden worden door een ander stel van dergelijke parabolen en laat men dit alles om de as heen wentelen, dan ontstaat er een schematisch vege-

tatiepunt. Zulke wanden, die evenwijdig aan den omtrek

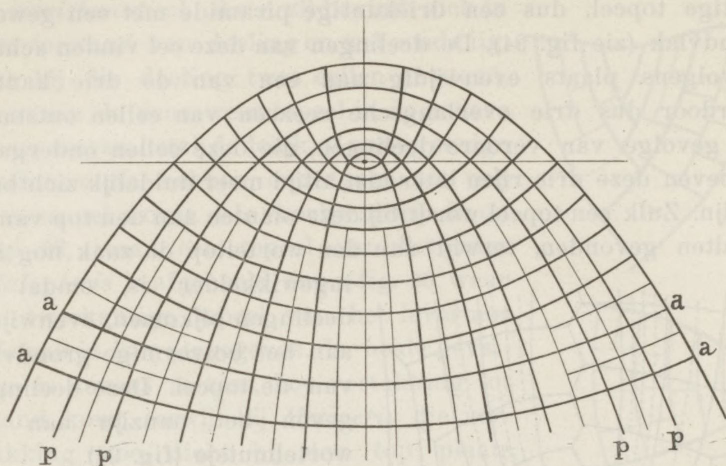


Fig. 95. Schema van den bouw van een vegetatiepunt volgens SACHS; *a-a* antikline, *p-p* perikline celwanden.

loopen, noemt SACHS *periklinen* (fig. 95, *p p*); degene, die daar loodrecht op staan, heeten *antiklinen* (*a a*). Ook al wordt tegen-

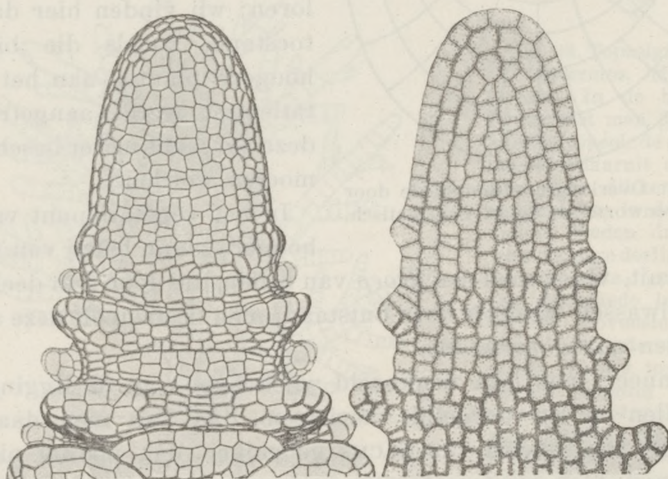


Fig. 96. Vegetatiepunt van een stengel van Elodea canadensis, links van de oppervlakte gezien, rechts in overlandsche doorsnede; aanleg der eerste bladen. Volgens KNY.

woordig die voorstelling van SACHS niet geheel meer geaccep-

teerd, toch worden deze termen algemeen gebruikt, omdat zij lange omschrijvingen onnoodig maken (voor de volgende beschouwingen vergelijke men de fig. 96, — vegetatiepunt van een stengel van *Elodea*, 97, — dito van een wortel van *Secale* en 98 — dito van een stengel van *Hippuris*).

In elk geval blijkt uit het bovenstaande wel, dat men in de

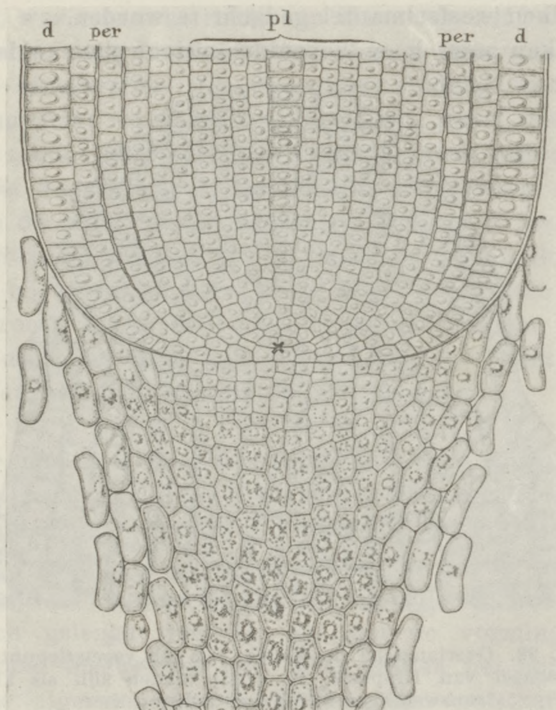


Fig. 97. Overlangsche doorsnede door een worteltop van Secale cereale; *pl.* pleroom, *per.* peribleem, *d.* dermatogeen. De calyptra ontstaat uit een calyptrogeen. × Initiaalcellen van het pleroom en gemeenschappelijke inititiaalcel van peribleem en dermatogeen. Volgens Kny.

primaire meristemen der hoogere planten mantels van cellen kan aantreffen, en dikwijls blijkt nu zulk een mantel door deeling uit één enkele cel ontstaan te zijn, welke cel men dan met den naam *initiaalcel* bestempelt. Zoo vindt men somstijds drie initiaalcellen, waarvan de buitenste de epidermis

levert, de tweede de schors, de derde den centralen cilinder.

Men heeft zich natuurlijk afgevraagd, of zulke initiaalcellen algemeen voorkomen. Er zijn inderdaad verschijnselen, die later besproken zullen worden bij de zoogenaamde chimaeren, waaruit blijkt, hoe zelfstandig de verschillende peripherische lagen van cellen van een meristeem van elkaar zijn. Maar zelfs dan behoeft nog niet altijd aan de aanwezigheid van één enkele initiaalcel voor elken weefselmantel gedacht te worden.

Ook al kan men geen bepaalde initiaalcellen onderscheiden,

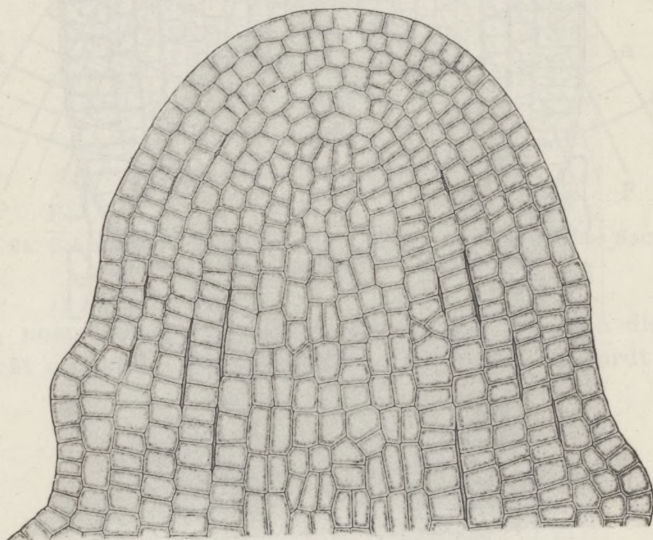


Fig. 98. Overlangsche doorsnede van een vegetatiepunt van een stengel van Hippuris; de eerste bladen zijn als kleine aanzwellingen zichtbaar. Volgens KNY.

toch is het dikwijls mogelijk in een meristeem onderscheid te maken tusschen verschillende *weefselvormers* of *histiogenen*, die ieder door hun deelingen één bepaalde groep van weefsels doen ontstaan.

Men onderscheidt daarbij met HANSTEIN een *dermatogeen*, dat slechts één enkele cellaag dik is en dat de epidermis vormt, een *peribleem*, waaruit de schors ontstaat en een *pleroom*, dat den centralen cilinder zou vormen. Bij wortels zou daar dan bij komen een *calyptrogeen*, waaruit de calyptra ontstaat. Het valt niet te ontkennen, dat er gevallen zijn, waar men inderdaad die

verschillende histiogenen kan onderscheiden (fig. 98). Een nauwkeurig onderzoek heeft verder geleerd, dat meestal de grens van peribleem en pleroom samenvalt met die van schors en centralen cilinder; maar toch is het aan SCHOUTE gebleken, dat men dit niet altijd kan zeggen, dat er uitzonderingen op dezen regel bestaan.

Dat een dergelijke differentieering in histiogenen niet altijd zoo opgaat, was trouwens reeds aan HANSTEIN zelf bekend, daar hij tal van gevallen beschrijft, waar één of meer van die weefselvormers samenvallen (fig. 97), totdat eindelijk, zooals bij de wortels van erwt en tuinboon, maar één enkel histiogeen te vinden is, zoodat dit woord dan identiek wordt met meristeem. Onder het vegetatiepunt ziet men in het pleroom onder den aanleg van de jonge bladen reeds vrij spoedig de procambiumbundels ontstaan, waarbij protoxyleem en protophloeem eerst vrij dicht bij elkaar liggen, maar door opvolgende deelingen van het procambiumweefsel verder uiteen geraken. Overigens blijkt, dat de cellen onder het vegetatiepunt zich niet meer deelen en alleen nog in de lengte kunnen groeien.

Wanneer men een stengelvegetatiepunt vrij prepareert, kan men waarnemen, dat jonge bladen als celheuveltjes op eenigen afstand van den top ontstaan. Vooral bij waterplanten is deze afstand vrij groot, ten gevolge waarvan de vorm van een dergelijk groeipunt kegelvormig is (zie fig. 96). Het zijn alleen de peripherisch gelegen weefsels, die aan de vorming van een dergelijk blad meewerken (fig. 96 en 98) en het blijkt verder, dat in het algemeen nieuwe bladen daar ontstaan, waar de grootste ruimte tusschen de reeds aangelegde bladen over is.

Daar, waar het schijnt, dat op dezen regel uitzonderingen bestaan, kan men de hypothese van SCHOUTE aannemen, die veronderstelt, dat er ontwikkelingsvelden aanwezig zouden zijn, voordat nog een spoor van celdeeling zichtbaar is en waarbij het voorkomen van zulk een ontwikkelingsveld het onmogelijk zou maken, dat daar de aanleg van een ander blad zich zou vormen.

Bij landplanten ontstaan in het algemeen de bladen veel dichter bij den top van het vegetatiepunt, in verband waarmee de vorm daarvan veel platter is. Op deze wijze kan een groeipunt geheel vlak worden en zelfs wel eens komvormig.

Spruiten worden in het algemeen later aangelegd dan de bladen in den oksel, waarvan zij gezeten zijn; er blijft daar blijkbaar embryonaal weefsel over. Vooral bij het uitloopen van onze boomen in het voorjaar kan dit verschoven worden tot zelfs het 10de blad, in de omgeving waarvan de differentieering van de weefsels dan reeds begonnen is. Alleen bij zijspruiten, die niet in een oksel staan, zooals de vroeger besprokene van *Castilloa*, kan de spruit aangelegd worden vóór het blad, dus min of meer door een deeling van het vegetatiepunt zelf, zij het dan ook niet in twee volkomen gelijkwaardige deelen.

Waar topcelgroei is, ontstaan bladen en spruiten uit enkele peripherische cellen; zoowel de nieuwe spruiten als de bladen krijgen dan weer een topcel, die bij de laatste meestal spoedig verdwijnt.

Jonge zijwortels ontstaan altijd uit het pericykel op aanzienlijken afstand van het vegetatiepunt, waar de differentieering van de weefsels reeds geheel voltooid is. De jonge wortel doorboort mechanisch de peripherisch gelegen weefsels. Het verband van de orthostichen van zijwortels met de xyleemstralen werd vroeger reeds vermeld.

Adventiefwortels in stengels worden eveneens in het pericykel aangelegd, zoodat zij ook daar de oppervlakkig gelegen weefsels moeten doorboren, wanneer zij voor den dag willen komen.

§ 26. Algemeene beschouwingen over secundaire weefsels.

Vroeger werd er reeds op gewezen, dat somtijds in cellen, die reeds volwassen zijn, deelingen optreden; dat deze cellen dus opnieuw in den meristematischen toestand kunnen overgaan. Wanneer op die wijze een meristeem ontstaat, noemt men dit een *secundair meristeem*. Alle weefsels, door de werkzaamheid van dergelijke meristemen gevormd, dragen den naam van *secundaire weefsels*.

Nu moet opgemerkt worden, dat er tegenover de gevallen, waar inderdaad een scherpe scheiding bestaat tusschen primaire en secundaire meristemen, andere zijn, waar men haast een onmerkbaren overgang vindt. Te verwonderen behoeft dit trouwens niet, daar al onze indeelingen kunstmatig zijn; toch is

het gewenscht, het onderscheid te blijven behouden. Men kan dan ook een andere definitie geven, door te zeggen, dat al die weefsels secundair zijn, die ontstaan, nadat de plantendeelen hun definitieve lengte bereikt hebben, en die dus den lateren diktegroei veroorzaken.

Een van de secundaire weefsels, dat in de plaats treedt van de epidermis, de kurk, zal later afzonderlijk besproken worden. Thans zullen wij ons meer in het bizonder met de overige secundaire weefsels bezig houden. Wij constateeren dan, dat er bij de tegenwoordig op aarde voorkomende *Pteridophyten* geen of zoo goed als geen diktegroei valt waar te nemen, dat de meeste *Monocotylen* ook geen diktegroei vertoonen (de enkele uitzonderingen worden in een afzonderlijke § behandeld), maar dat die diktegroei algemeen is bij de *Gymnospermen* en *Dicotylen*. Deze zal nu in de eerste plaats aan een nadere beschouwing worden onderworpen.

Vroeger is er op gewezen, dat bij de hier genoemde planten een kring van open vaatbundels voorkomt, d.w.z. dat er op de grens van xyleem en phloeem een weinig meristematisch weefsel overblijft, dat men met den naam van *cambium* bestempelt.

Wanneer men fig. 79 nu nog eens beschouwt, zal men dit cambium in den vaatbundel rechts duidelijk waarnemen en eveneens in het stukje, dat er van den linkschen vaatbundel te zien is. Maar daartusschen, in den mergstraal, hebben ook celdeelingen plaats gehad in reeds volwassen cellen en wel zoodanig, dat de nieuwe wanden evenwijdig aan den omtrek zijn komen te liggen. Dit secundaire meristeem sluit ter weerszijden aan het cambium aan; het wordt met den naam *interfasciculair cambium* bestempeld, terwijl het gedeelte, dat binnen den vaatbundel ligt, *fasciculair* genoemd wordt. Samen vormen zij een doorloopenden ring, aan de binnenzijde waarvan dus afwisselend xyleembundels en mergstralen gelegen zijn, terwijl aan de buitenzijde phloeembundels en mergstralen met elkaar afwisselen.

Het is wellicht goed er op te wijzen, dat volstrekt niet altijd de aanleg van het cambium plaats heeft op de hier aangegeven wijze; somtijds wordt de doorloopende cambiümring al aangelegd in aansluiting met het primaire meristeem; deze afwijkende gevallen, die wellicht als meer primitief te beschouwen zijn, zullen wij hier echter verder buiten beschouwing laten.

Ook in de wortels van *Gymnospermen* en *Dicotylen* vormt zich een cambium. Het is in fig. 50 reeds te zien; het loopt daar tusschen de xyleem- en de phloeemstralen, waardoor het op de dwarse doorsnede een eenigszins stervormig uiterlijk krijgt. Buiten den xyleemstraal buigt het om, zoodat het zich daar vormt in de aldaar liggende pericykelcellen.

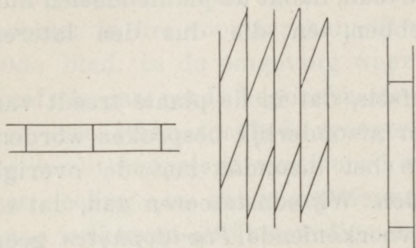


Fig. 99. Schematische voorstelling van den vorm der cambiumcellen; links dwarse doorsnede, in het midden tangentiale, rechts radiale doorsnede.

Vraagt men zich nu af, wat in den wortel fasciculair en wat interfasciculair cambium is, dan kan men dit gemakkelijk uitmaken, wanneer men nog eens de schema's van fig. 87 en 88 beschouwt. Daaruit blijkt, dat, wanneer men van den stengel door de hypocotyle as op den wortel overgaat, de mergstraal door het ombuigende protoxyleem als het ware naar buiten wordt gedrongen, zoodat hij ten stotte alleen nog aan de buitenzijde vóór den xyleemstraal is overgebleven en daar versmolten is met het pericykel. Daar zal men dus ook het interfasciculaire cambium moeten verwachten. Dat deze beschouwingswijze juist is, kan blijken, wanneer men nagaat, wat er door het cabium gevormd wordt. Het blijkt dan, dat het interfasciculaire cambium o.a. de groote breede mergverbindingen vormt, die zich tot in den primairen bast voortzetten. Deze loopen nu bij de stengels naar binnen toe tot in het merg; bij de wortels stuiten zij op de resten der primaire xyleemstralen.

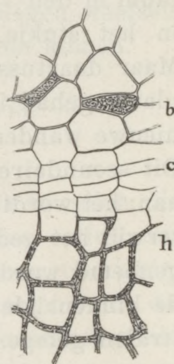


Fig. 100. Cambium *c* met aangrenzenden bast *b* en hout *h* van Aristolochia Sipho. Vergr. 435.

Wanneer wij eens de cambiumcellen op zichzelf iets nauwkeuriger beschouwen, dan blijkt, dat zij op de dwarse doorsnede rechthoekig zijn, met korte radiale en breede tangentiale kanten (fig. 99). In de lengterichting zijn zij gerekt, maar uit de figuur ziet men tevens, dat, wanneer men een tangentiale doorsnede maakt, de eindvlakken schuin staan, dat de geheele cel een spoelvormige gedaante heeft, terwijl op de radiale doorsnede

hiervan niets is waar te nemen, zoodat de cel daar zuiver rechthoekig op doorsnede is.

De deeling der cambiumcellen (zie fig. 100) vindt plaats door tangentiale wanden. Van de twee zoo ontstane cellen is de eene weer cambiumcel, terwijl de andere hetzij direct, of na nog eenige deelingen te hebben doorgemaakt, tot hout- of bastcel

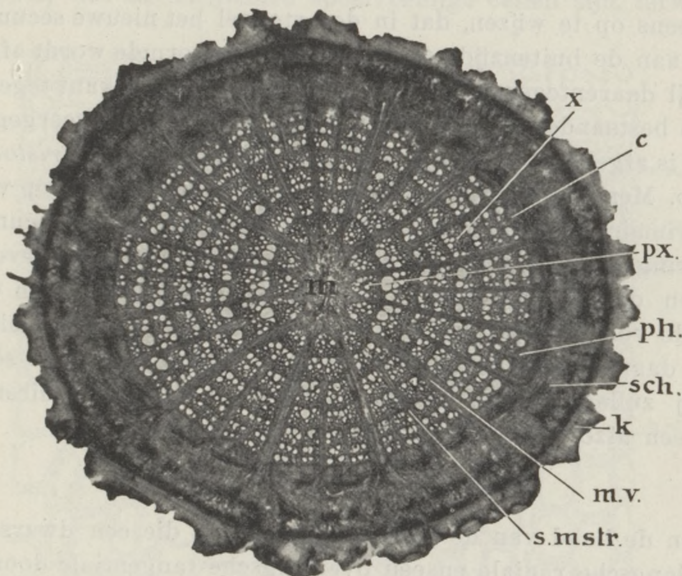


Fig. 101. Dwarse doorsnede door een stengel van Aristolochia Sipho. Het cambium *c.* heeft naar binnen toe hout, xyleem *x.*, gevormd, dat afgezet is tegen het primaire xyleem *p.x.*; daarbinnen neemt men het merg *m.* waar. Naar buiten toe heeft het cambium bast, phloeem *ph.*, gevormd, dat binnen tegen het primaire phloeem is afgezet; dit laatste is in de figuur niet van de schors *sch.* te onderscheiden; *m.v.* mergverbinding, *s.mstr.* secundaire mergstraal, *k.* kurk. Vergr. 20.

wordt. In het eerste geval is de buitenste van de twee nieuwe cellen natuurlijk cambiumcel, in het tweede de binnenste.

Naarmate er meer en meer secundair xyleem gevormd wordt, zal het cambium naar buiten geschoven worden en daarbij de cambiumring een steeds grooteren straal krijgen. De cambiumcellen worden dus in tangentiale richting gerekt, totdat er van tijd tot tijd een radiale wand optreedt, ten gevolge waarvan de cel in twee nieuwe cambiumcellen gedeeld wordt. Uit dit alles

volgt, dat de hout- en bastelementen op het oogenblik van hun ontstaan in zuiver radiale reeksen gelegen zijn en dat alleen nu en dan een dergelijke rij in tweeën splijt, wanneer toevallig juist op die plaats de zooeven genoemde deeling van de cambiumcel is geschied.

Het is niet zoo heel gemakkelijk een goed denkbeeld te krijgen van den cambialen diktegroei en daarom is het goed, er hier nog eens op te wijzen, dat in den stengel het nieuwe secundaire hout aan de buitenzijde tegen het reeds gevormde wordt afgezet, terwijl daarentegen de nieuwe bast aan den binnenkant tegen den reeds bestaanden wordt aangelegd. In fig. 101 is dit weergegeven. Daar is afgebeeld een doorsnede door een meerjarige *Aristolochia Sipho*. Men ziet daar in het inwendige het merg *m*, daarop volgen de primaire xyleemmassa's *px*, dan de opeenvolgende secundaire houtringen *x*; daarbuiten ligt het cambium *c* en vervolgens komen de overeenkomstige secundaire bastmassa's *ph* in omgekeerde volgorde, zoodat de primaire bast hier het allerbuitenste ligt; daaraan grenst dan natuurlijk pericykel en schors *sch*.

Wij zullen nu het secundaire hout en den secundairen bast aan een afzonderlijke beschouwing onderwerpen.

§ 27. Het secundaire hout.

Aan de hand van de fig. 102, 103 en 104, die een dwarse, een overlangsche radiale en een overlangsche tangentiale doorsnede door het hout van de gewone den voorstellen en in de tweede plaats van de fig. 105, 106 en 107, die de overeenkomstige doorsneden door het hout van de linde *(Tilia grandiflora)* weergeven, kan hier de gewone struktuur van het secundaire xyleem besproken worden.

De elementen, die men in hout kan aantreffen, zijn gedeeltelijk levend (houtparenchym en mergstraalcellen), gedeeltelijk dood — ten minste in volwassen toestand — (libriform, tracheeën en tracheïden).

De libriformvezels, die men ook wel kortweg houtvezels noemt, zijn de sklerenchymvezels van het hout. Zij zijn langgerekt (ongeveer 0,3 mM.—1,3 mM. lang), spoelvormig, voorzien van verhoute, meestal sterk verdikte wanden, waarop hetzij gewone stippels, of vooral links oploopende spleetstippels voorkomen, terwijl de inhoud uit lucht bestaat.

De tracheïdale elementen hebben meestal ook verhoute wanden, maar als stippels komen steeds voor hofstippels. De hofstippels zitten alleen op die wanden, waar tracheïdale elementen aan elkaar grenzen. Daarnevens kunnen nog niet-afrolbare spiralen voorkomen, zooals in het hout van *Tilia* (fig. 106 en 107). Vaten en tracheïden zijn natuurlijk daarin van elkaar verschillend, dat de tracheïden spoelvormige cellen zijn, terwijl de

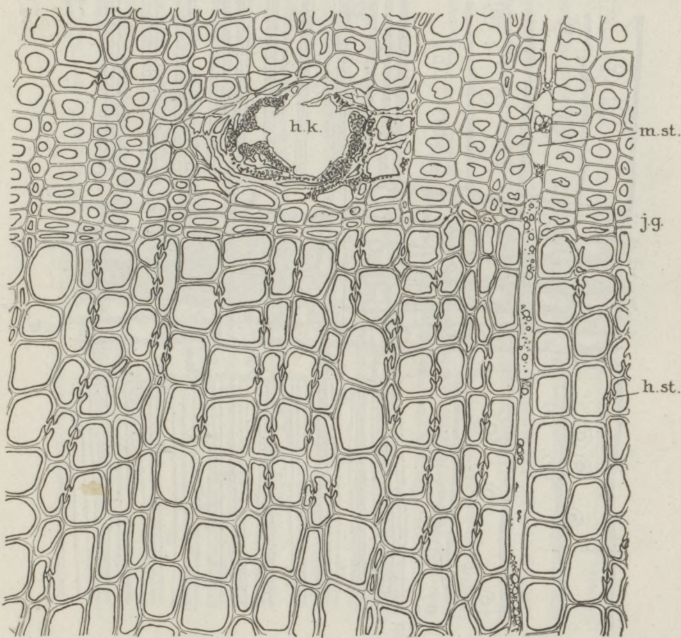


Fig. 102. Dwarse doorsnede door het hout van de gewone den; *h.st.* hofstippel, *jg.* jaarringgrens, *hk.* harskanaal omgeven door houtparenchym, *m.st.* mergstraal, waar juist de liggende mergstraalcellen doorgesneden zijn. Vergr. 150.

vaten doorboorde tusschenschotten hebben. Bovendien zijn de vaten gewoonlijk veel wijder dan de tracheïden en daardoor ook op de dwarse doorsnede gemakkelijk te herkennen. Op de grens van tracheïdale elementen en levende cellen vindt men groote eenvoudige stippels of eenzijdige hofstippels, d.w.z. stippels, die naar den kant van de tracheïde of het vat hofstippelnatuur hebben, maar niet naar den kant van de levende cel toe (zie fig. 9).

Houtparenchymcellen ontstaan door dwarse deeling van cam-

biumcellen, wat later op overlangsche doorsneden aan de ligging nog goed te zien is (fig. 106 en 107). De wanden zijn meestal weinig verdikt en niet verhout, terwijl tusschen de cellen een aantal gewone stippels worden gevonden. Men vindt er een levenden protoplast in, gedurende den winter meestal reservevoedsel, hetzij zetmeel of vette olie. Bij de houtparenchymcellen

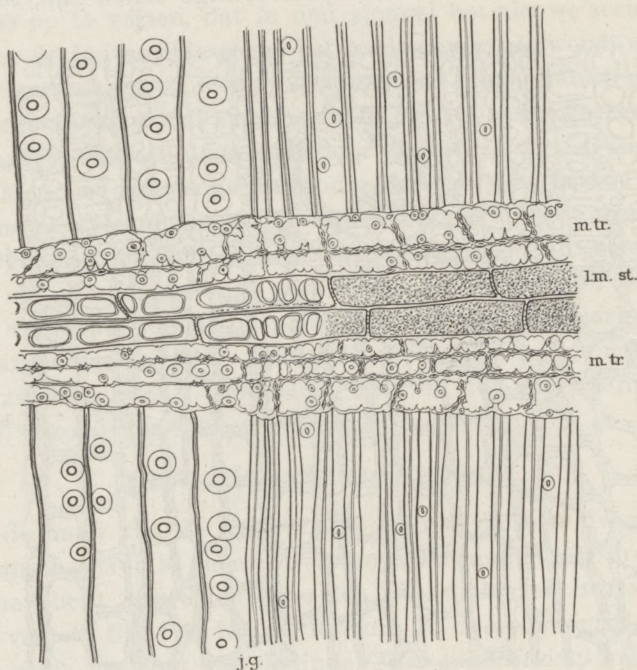


Fig. 103. Overlangsche radiale doorsnede door dennenhout; *j.g.* jaarringgrens. Op de tracheïden zijn de groote hofstippels te zien; *lm.st.* liggende mergstraalcellen; in het rechter deel van de figuur is de protoplasmatische inhoud daarin aangeven, links zijn de eenzijdige hofstippels te zien; *m.tr.* mergstraaltracheïden met wratjes op de wanden en kleine hofstippels. Vergr. 150.

komen evenals bij de mergstraalcellen kleine intercellulaire holten voor.

Mergstraalcellen stemmen met de houtparenchymcellen overeen, behalve wat hun ligging betreft. De mergstralen zijn op de doorsnede (fig. 104 en 107) spoelvormig; zij bestaan uit een aantal cellen boven elkaar; het onder- en boveneinde is slechts

één enkele cel dik, terwijl in het midden een mergstraal een dikte van een groot aantal cellen kan bezitten. Dit is echter voor verschillende houtsoorten zeer verschillend.

Behalve deze typische elementen kan men nu nog overgangen aantreffen, zooals *houtparenchymvezels*; deze zijn ontstaan uit cambiumcellen, die zonder dwarse deeling in cellen met levenden

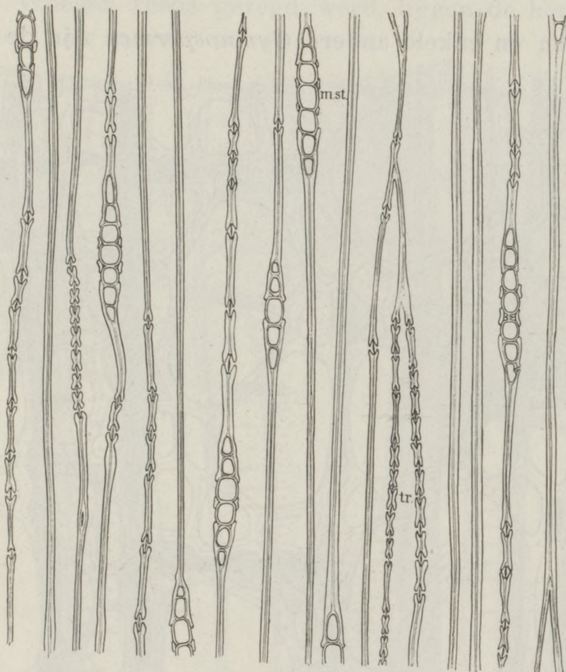


Fig. 104. Overlangsche tangentiale doorsnede door dennenhout; *tr.* top van een tracheïde, waar op de wanden een aantal hofstippels dwars doorgesneden zijn, *mst.* mergstraal; hier zijn de twee onderste en de twee bovenste cellen mergstraaltracheïden, de drie middelste zijn liggende mergstraalcellen. Vergr. 150.

inhoud overgaan; of men treft libriformvezels met spleetvormige hofstippels aan, of een tusschenvorm tusschen een tracheïdevezel en een libriformvezel, die men dan met den naam van vezeltracheïde bestempelt; het laatste b.v. bijdennenhout (fig. 102—104). Verder kunnen in het houtparenchym nog hier en daar optreden harskanalen (fig. 102), of melksapcellen, of kristalbuizen, enz.

Bij de *Dicotylen* zijn de middelste mergstraalcellen meestal

liggend, d.w.z. dat zij tamelijk plat zijn en in radiale richting gestrekt, tegenover de cellen aan den boven- en onderkant van den mergstraal, die hooger zijn en die men staande mergstraalcellen noemt. Men meent, dat de laatsten vooral een verbinding met de tracheïdale elementen zouden vormen, terwijl door de liggende cellen een stoftransport in radiale richting zou plaats hebben.

Bij de den en enkele andere *Gymnospermen* zijn de bovenste

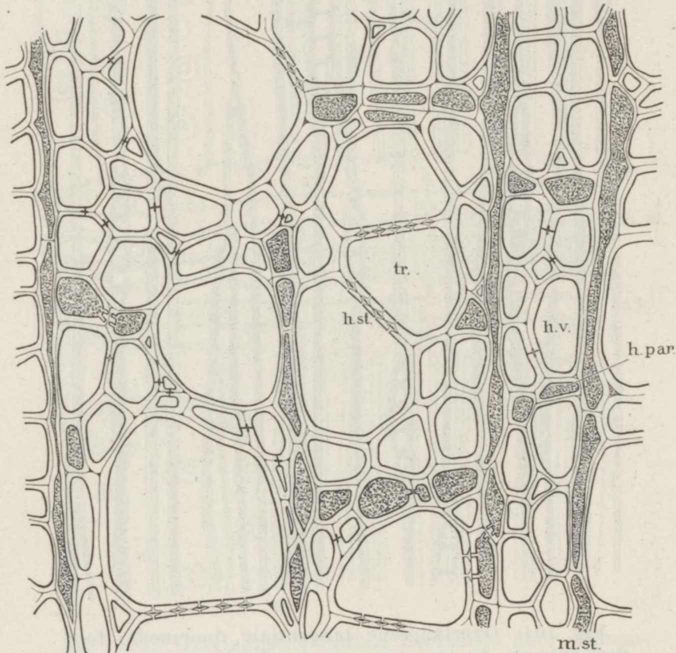


Fig. 105. Dwarse doorsnede door lindenhout; *tr.* tracheïdaal element met hofstippels *h.st.*, vermoedelijk een vat, *h.v.* houtvezel, *h.par.* houtparenchym met inhoud, *m.st.* mergstraalcellen met inhoud. Vergr. 435.

en de onderste mergstraalcellen dood en op de wanden komen hofstippels voor; men noemt deze *mergstraaltracheïden* (fig. 103 en 104). De middelste liggende mergstraalcellen zijn door eenzijdige hofstippels met de tracheïden verbonden. Men ziet deze stippels in het linker deel van fig. 103 (ook in 104), terwijl in het rechter deel de protoplasmatische inhoud in de cellen ingeteekend is.

De hier genoemde elementen komen niet bij alle houtsoorten voor. Vaten ontbreken bij alle *Gymnospermen*, met uitzondering van de *Gnetales* (zie fig. 102, 103 en 104), en bovendien bij sommige *Magnoliaceae*, zooals *Drimys*. Tracheïden ontbreken b.v. bij vele *Leguminosae*, wilgen en populieren, *Ficus*, enz. Libriform ontbreekt bij de den, de beuk, de *Rosiflorae*, enz.

Zooals vroeger reeds gezegd werd, liggen de houtelementen

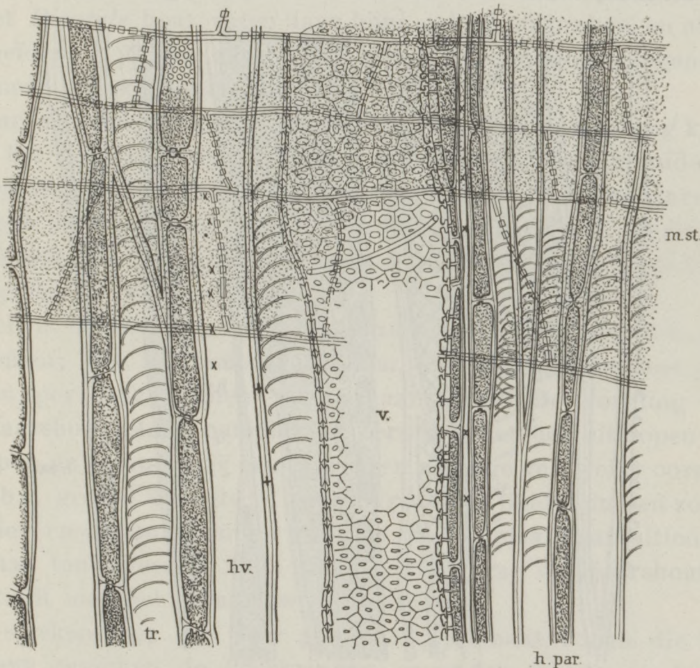


Fig. 106. Overlangsche radiale doorsnede door lindenhout; *tr.* tracheïdevezel, *hv.* houtvezel, *v.* vat met veel hofstippels, *h.par.* houtparenchym, *m.st.* mergstraal. Verg. 435.

op het oogenblik, waarop zij ontstaan, in radiale reeksen; deze ligging kan blijven bestaan, zooals bij het dennenhout, (fig. 102), maar zeer dikwijls vinden latere verschuivingen plaats, zooals wanneer vaten veel wijder worden dan andere elementen (zie fig. 105).

Wat de ligging betreft, kan men verder opmerken, dat de tracheïdale elementen altijd met elkaar samenhangen, dus een systeem vormen; nooit zal men een vat of een tracheïde geheel

geïsoleerd aantreffen. Hetzelfde geldt van de levende weefsels, houtparenchym en mergstraalcellen. Daarbij valt dan nog op te merken, dat de houtparenchymcellen in tangentiale banden voorkomen, die de verschillende mergstralen met elkaar in verbinding brengen (fig. 105). Dat er ook een zekere samenhang is tusschen de tracheïdale en de levende elementen hebben wij reeds aangeduid.

In streken, waar het klimaat aan wisselingen onderhevig is,

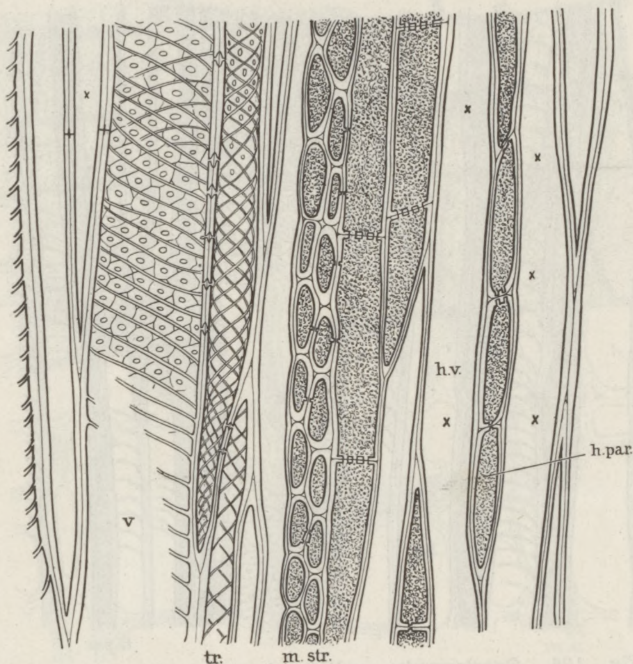


Fig. 107. Overlangsche tangentiale doorsnede door lindenhout; *tr.* tracheïdevezel, *hv.* houtvezel, *v.* vat met hofstippels en niet afrolbare spiralen, *h par.* houtparenchym, *m.str.* mergstraal. Vergr. 435.

zoodat men een actieve en een rustperiode van de vegetatie kan onderscheiden, staat de werkzaamheid van het cambium gedurende de rustperiode stil. Zoo is het dus b.v. gesteld in N. en Midden-Europa, waar de winter de tijd is, gedurende welke het cambium zich niet deelt.

Dan begint in het voorjaar de werkzaamheid en daarbij wordt het zoogenaamde *voorjaarshaut* gevormd, dat gekenmerkt is

door dunne wanden en door een wijd lumen van de elementen, terwijl bij *Dicotylen* dit hout veel tracheïdale elementen bevat; in het bizonder de wijde vaten komen bijna uitsluitend in het voorjaarshout voor. In den loop van den zomer worden nu langzamerhand eenigszins anders gebouwde houtcellen en -vaten gevormd, zoodat men een onmerkbaren overgang krijgt naar het *najaarshout*, dat in den nazomer wordt aangelegd. Dit najaarshout is dikwandig en heeft elementen met een nauw lumen, terwijl in het *Dicotyle* hout vaten daar bijna geheel ontbreken, en alleen tracheïden te vinden zijn, meestal dan nog spaarzaam tegenover het meer voorkomende libriform.

Daar men nu van het najaarshout een plotselinge sprong krijgt naar het voorjaarshout van het volgende jaar, worden duidelijke *jaarringen* zichtbaar (zie fig. 102 en 103, ook 101). De jaarringgrenzen zijn gewoonlijk reeds met het bloote oog te zien en zoo wordt het mogelijk den leeftijd van een omgehakten boom te bepalen.

Toch is het noodig, daarbij een zekere voorzichtigheid in acht te nemen; het is immers gebleken, dat er wel eens twee jaarringen per jaar kunnen worden aangelegd. De vorming van voorjaarshout staat namelijk in verband met het uitloopen der knoppen en wanneer bij een boom, ten gevolge van welke oorzaak ook (b.v. groote droogte of rupsenvraat), de bladen in den zomer afvallen en de knoppen nu voor de tweede maal gaan uitloopen, ontstaat ten tweeden male in hetzelfde jaar voorjaarshout en dus vindt men schijnbaar twee jaarringen.

In streken met een zeer gelijkmatig klimaat, zooals die hier en daar tusschen de keerkringen gevonden worden, zal men houtsoorten kunnen aantreffen, waar van jaarringvorming geen sprake is. Overigens ligt in de jaarringen de geschiedenis van een boom min of meer vast. In een gunstig jaar wordt namelijk een veel breedere jaarring gevormd dan in een ongunstig. Niet alleen dit, maar ook de geheele jaarring is niet overal even dik. Dit hangt bij rechtovereindstaande stammen samen met de ontwikkeling van de kroon, terwijl bij horizontale of schuin staande takken de jaarring aan boven- en onderkant nooit even dik is. Gewoonlijk is de bovenkant dikker; men spreekt dan van *epitrophie*. Een enorm sterke epitrophie vindt men bij de wortels van een aantal tropische boomen. Deze zoogenaamde *plankwortels*

of *wortellijsten* groeien bijna alleen aan den bovenkant in de dikte en doen zich daardoor, boven den grond voor den dag komend, voor als planken, die den boom kunnen steunen (zie fig. 108).

De eerst ontstane jaarringen zijn gewoonlijk niet geheel gelijk aan de latere, daar de meeste elementen iets langer worden



Fig. 108. Boomen van Mora excelsa in het oerwoud van Suriname bij den Corantyn met geweldig ontwikkelde plankwortels. Foto Dr. Stahel en J. W. Gonggrijp.

aangelegd, naarmate de leeftijd van den boom grooter wordt. Maar afgezien daarvan ziet men, dat het centrum van den boom later dikwijls veranderingen ondergaat. Deze veranderingen bestaan in het afsterven van de houtparenchymcellen en de mergstraalcellen, verder in een eenzijdig aandrukken van de hof-

stippels; maar bovendien kunnen de cellen gedrenkt worden met bepaalde chemische stoffen, die in het algemeen bederfwerend zijn, maar die ook dikwijls gekleurd zijn, waardoor het donkere *kernhout* zich gemakkelijk laat onderscheiden van het peripherische lichtgele *splint* of *spint*.

Iedereen kent trouwens de donkere kleur van het eikenhout, of de roode van het mahoniehout, of de zwarte van het ebbenhout. Het is toch juist dit kernhout, dat door den mensch voor tal van doeleinden wordt gebezigd. Bij boomen zonder kernhout rot het centrum van den boom licht weg en de boom wordt zoodoende hol.

Het is wellicht gewenscht, er ten slotte op te wijzen, dat het secundaire hout van stengel en wortel niet van elkaar te onderscheiden is. Heeft men dus een dik stuk van een stam of een wortel en wil men uitmaken, wat dit is, dan is zulks alleen mogelijk, wanneer er ook iets over is van den primairen bouw in het inwendige. Is dit binnenste weggerot of platgedrukt, dan laat zich niets met zekerheid omtrent den aard van het stuk hout zeggen.

§ 28. De secundaire bast.

De secundaire bast, die aan de binnenzijde door het cambium, van buiten door het primaire phloeem begrensd wordt, bestaat in het algemeen uit dezelfde elementen als de primaire. Men treft er dus in aan zeefvaten, al of niet met begeleidende cellen, bastparenchym en bastvezels, terwijl daartusschendoor mergstralen loopen.

De zeefvaten zijn in het algemeen nauwer dan die van het primaire phloeem. De tusschenschotten staan in verband met hun ontstaan uit cambiumcellen schuin en zoo komen dus ook de zeefplaten schuin te staan. Bovendien vindt men vrij dikwijls ook zeefplaten op de overlangsche wanden. Die zeefplaten zijn in vele gevallen vereenigd tot geheele *zeefvelden*; hier liggen dan tusschen de afzonderlijke zeefplaten banden, waar de celwand niet doorboord is (zie fig. 109). Begeleidende cellen vindt men alleen bij de *Dicotylen,* terwijl deze bij de *Gymnospermen* vervangen zijn door bepaalde eiwithoudende parenchymcellen of door eigenaardige mergstraalcellen.

De zeefvaten en begeleidende cellen van den bast aborteeren vrij snel; zij krijgen dan opgezwollen wanden en er ontstaat een min of meer hoornachtig uitziende weefselmassa, die vroeger als een afzonderlijk weefsel werd beschouwd en dan ook door Wigand met een afzonderlijken naam werd bestempeld, namelijk *hoornprosenchym*. In eenigszins oude basten is dit trouwens vrij wel het eenige weefsel, dat nog aan zeefvaten of begeleidende cellen herinnert.

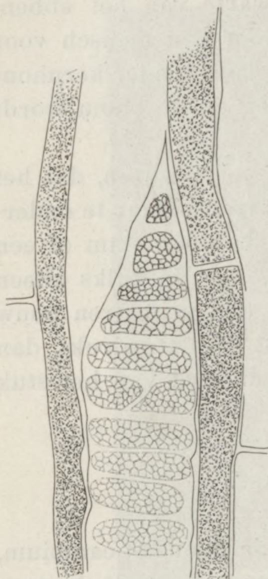


Fig. 109. Radiale doorsnede door den bast van een tropische Bignonia; zeefvat met begeleidende cellen; in het zeefvat een schuin geplaatst tusschenschot met een zeefveld. Vergr. 370.

Het parenchym (zie de dwarse doorsnede door een bast van fig. 110) ligt gewoonlijk in tangentiale banden, afwisselend met het phloeem. Het bestaat uit levende cellen, die dikwijls in den winter veel zetmeel bevatten, dat op sommige tijden van het jaar omgezet kan worden in suikers. In het parenchym liggen zeer dikwijls reeksen van cellen met kristalsterren of andere kristallen van calciumoxalaat; verder kan men er in aantreffen: melksapcellen of -vaten, kliercellen of kliergangen, enz.

De mechanische elementen kunnen geheel en al ontbreken, zooals bij laurier en oleander, maar meestal komen zij voor en wel als sklerenchymcellen, zooals bij beuk en spar, of als sklerenchymvezels, die dan meer in het bizonder den naam van ***bastvezels*** dragen, zooals bij iep en linde (fig. 110). De mechanische elementen kunnen verspreid in den bast liggen, maar veel meer vindt men ze in tangentiale banden, die afwisselend verloopen met het echte phloeem.

De mergstraalcellen zijn te herkennen aan hun loop; overigens doen zij, wat hun inhoud betreft, aan de bastparenchymcellen denken. Evenzoo kan men er dezelfde cellen in vinden, die ook in het bastparenchym worden aangetroffen.

De kleine mergstralen, die geheel en al secundair zijn, eindigen natuurlijk ergens blind in den bast, de groote mergverbindingen daarentegen loopen door tot aan het pericykel; zij bestaan aan

de peripherie uit primair weefsel, terwijl het verdere deel een gevolg is van de werkzaamheid van het cambium, dus ook als secundair weefsel moet worden opgevat. Zeer dikwijls ziet men, dat deze groote mergstralen zich naar buiten toe sterk verbreeden en zoo een wigvormige gedaante verkrijgen. Dat is niet alleen een gevolg van hun oorspronkelijken vorm, maar ook van later optredende celdeelingen, die een groei in tangentiale richting ten gevolge hebben. Het behoeft wel geen betoog, dat de bast door de steeds verder gaande cambiumwerkzaamheid langzamerhand verder naar buiten geschoven wordt, dat daarbij

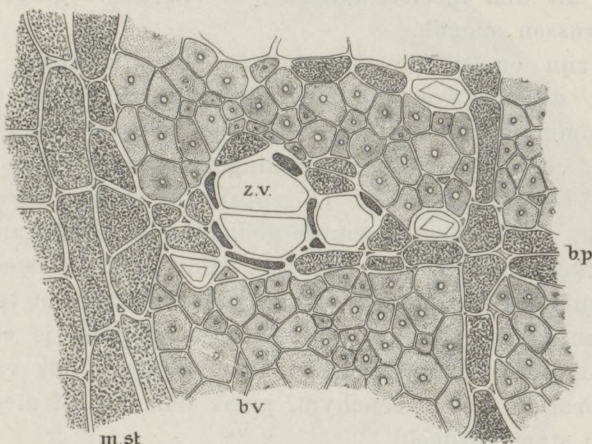


Fig. 110. Dwarse doorsnede door den bast van Tilia; *zv.* zeefvat met begeleidende cellen, *bv.* bastvezels, *bp.* bastparenchym, in enkele cellen daarvan een kristal van Ca-oxalaat, *m.st.* mergstraal. Vergr. 435.

dus de weefsels worden samengeperst in radiale en uitgerekt in tangentiale richting. Die spanningen worden nu door de hier genoemde deelingen ten deele opgeheven. Wij zullen bij de bespreking van de kurkvorming zien, dat er voor de plant nog andere middelen zijn om aan deze spanningen van binnen te ontkomen.

Wat over het onderscheid tusschen het hout van stengel en wortel gezegd werd, geldt ook voor den bast; daar wordt het zelfs nog moeilijker, iets van den primairen bouw te vinden. Wanneer het pericykel nog aanwezig is, kan men dit bij stengels dikwijls sklerenchymatisch ontwikkeld vinden, maar dan wordt

het gewoonlijk zeer moeilijk uit te maken, of dit een sklerenchymband is van het pericykel dan wel van den bast, vooral daar die band door de reeds genoemde deelingen van de groote mergstralen doorbroken wordt.

§ 29. Bizondere vormen van diktegroei.

Meer dan eens werd er op gewezen, dat de tot nu toe beschreven secundaire diktegroei niet gevonden wordt bij *Monocotylen*. Bij de meeste vertegenwoordigers van deze groep van planten blijven de stengels steeds dezelfde dikte behouden, die zij hadden, toen zij uit den meristematischen toestand overgingen in dien van volwassen orgaan.

Toch zijn er enkele *Monocotylen* met stengels, die zeer duidelijk dikker worden met den ouderdom. In de eerste plaats sommige palmen; iedereen, die in de tropen geweest is, kent het verschijnsel bij de koningspalmen (soorten van het geslacht *Oreodoxa*, vooral *O. regia*). De stam daarvan krijgt geheel en al een fleschvormige gedaante, daar hij aan de basis veel dikker is dan aan den top. Hier heeft men echter niet met eigenlijken secundairen diktegroei te maken; er treedt geen gedifferentieerd cambium op en de verdikking is een gevolg ten deele van vergrooting van cellen, ten deele ook van celdeeling vooral in het parenchym, maar dan min of meer diffuus over den stam verdeeld.

Vervolgens zijn er eenige boomachtige *Liliaceae*, waar een opvallende diktegroei wordt waargenomen, vooral bij de geslachten *Dracaena*, *Cordyline*, *Aloë* en *Yucca*. Bij deze planten vindt men verspreide vaatbundels, evenals bij zoovele andere *Monocotylen*. Nu ontstaat hier een secundair meristeem buiten de buitenste vaatbundels en dit vormt door zijn werkzaamheid naar buiten toe een zeer geringe hoeveelheid secundaire schors en naar binnen toe een weefsel, dat er in hoofdzaak uitziet als het primaire weefsel, dus vaatbundels met daartusschen liggend mergstraalweefsel; dit meristeem doet dus naar binnen toe niet alleen hout ontstaan, maar ook bast. Dat deze diktegroei zeer aanzienlijk kan zijn, blijkt wel het beste uit de verhalen over den bekenden drakenbloedboom van Teneriffe (*Dracaena Draco*), die thans te gronde is gegaan, maar die, toen Alexander von Humboldt den boom mat, op geringen afstand van den bodem

een omvang had van 14 Meter; de hoogte van den boom bedroeg 22 M. In dergelijke gevallen is een bepaling van den ouderdom niet mogelijk, omdat hier geen jaarringvorming plaats heeft; de schatting, die men meestal aangegeven vindt van 6000 jaar, is geheel fictief.

Er zijn nu ook een zeker aantal *Dicotylen,* waar de diktegroei eenigszins anders verloopt dan op de tot nu toe beschreven

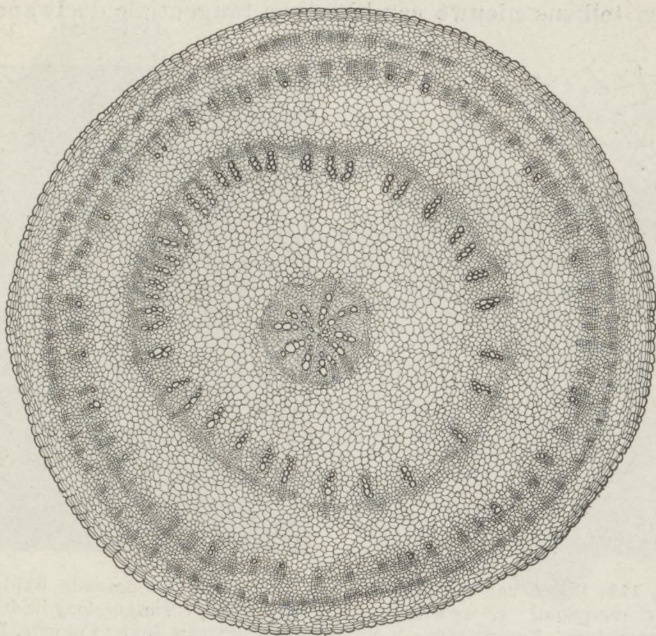


Fig. 111. Dwarse doorsnede door een suikerbiet. Wortel met abnormalen diktegroei; met ziet een 4-tal cambia, die naar binnen hout, naar buiten bast hebben gevormd, maar vooral veel parenchym. Vergr. 30.

wijze. Het is niet de bedoeling al deze afwijkende gevallen te behandelen; maar wel zullen enkele voorbeelden hier kort genoemd worden.

Vooreerst kan hier iets gezegd worden over vleezige wortels. Somtijds is die vleezigheid alleen een gevolg van een abnormaal sterke ontwikkeling van het bastparenchym, zooals bij de wortels van de paardebloem. Dit is nog niet abnormaal te noemen, zoomin

als het geval van de rapen en knollen, waar juist de parenchymatische houtelementen bizonder sterk ontwikkeld zijn.

Eigenlijk abnormaal wordt de zaak pas, wanneer, behalve het gewone cambium, nog andere cambia optreden; sommige van de ingewikkeldste gevallen (*Exogonium Jalapa, Rheum,* enz.) zullen hier niet behandeld, maar alleen kort gesproken worden over den secundairen diktegroei bij de gewone biet (*Beta vulgaris*). Zooals in fig. 111 is afgebeeld, ontstaan daar buiten het gewone cambium telkens nieuwe cambia door tangentiale deelwanden in

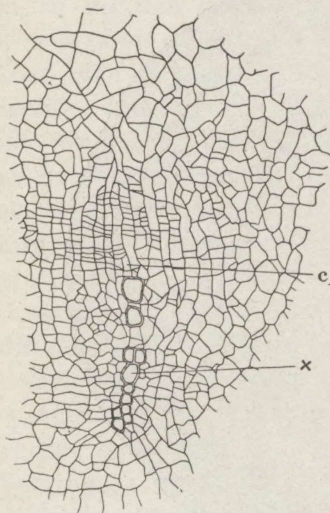


Fig. 112. Detail van fig. 111, sterker vergroot; *x.* xyleem, *c.* cambium. Vergr. 180.



Fig. 113. Klimmende Bauhinia met zigzagvormige stengels in het oerwoud van Java. Foto Dr. BREMEKAMP.

het parenchym, die naar binnen toe hout, naar buiten bast vormen; in de figuur ziet men op deze wijze drie abnormale cambia buiten het binnenste. Daarbij komt nu, dat deze cambia slechts zeer weinig sklerenchymatische of echte houtelementen vormen, maar bijna uitsluitend parenchym, wat in fig. 111 al te zien is, maar nog beter in fig. 112, waar een detail van de vorige figuur sterker vergroot is weergegeven. Daar de suiker meer in het bizonder opgehoopt is in de levende parachymcellen, kan men dus ook begrijpen, dat het suikergehalte eenigszins parallel gaat met de ontwikkeling van het parenchym.

De biet behoort tot de familie der *Chenopodiaceae* of *ganzevoeten* en het is zeker wel der vermelding waard, dat ook bij de *stengels* van een aantal vertegenwoordigers van deze familie, vooral bij die, welke op zoutige groeiplaatsen plegen te leven, afwijkingen van den gewonen cambialen diktegroei worden aangetroffen; een nadere bespreking daarvan kan hier echter achterwege blijven.

Bizonder sterk afwijkenden diktegroei treft men verder aan

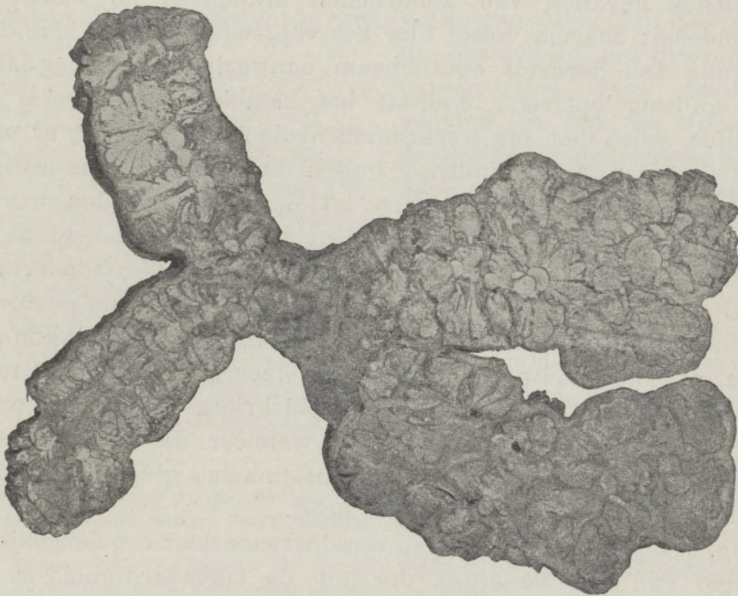


Fig. 114. Dwarse doorsnede door een stengel van een liaan met vleugels, Bauhinia, waar men duidelijk de klieving van het houtlichaam in afzonderlijke deelen zien kan.

bij de stengels van vele houtige lianen. Het is bekend genoeg, dat dergelijke stengels in het algemeen zeer buigzaam zijn; vooral in de tropen treft men lianen aan van de dikte van een arm, die zóó gemakkelijk gebogen kunnen worden, alsof het kabeltouwen zijn. Een voorbeeld van platte, bandvormige lianenstengels in de natuur geeft fig. 113, waar een klimmende *Bauhinia* uit het Javaansche oerwoud te zien is.

Bij onderzoek blijkt, dat inderdaad de vergelijking met een kabeltouw nog zoo slecht niet is, want dat de bedoelde eigenschap

vooral daardoor teweeg wordt gebracht, dat het houtlichaam gedeeld is in een aantal kleinere, die als de bestanddeelen van een touw door elkaar heen gevlochten zijn. Opvallend is daarbij, dat, wanneer tot een familie planten behooren, die lianen zijn en andere, die deze levenswijze niet bezitten, zooals dit bij de *Sapindaceae* het geval is, de bedoelde eigenaardigheid alleen bij de eerstgenoemde gewassen wordt aangetroffen.

Voor een kort leerboek zou het geen zin hebben al de verschillende gevallen van abnormalen diktegroei bij lianen te behandelen; daarom volsta hier het volgende. Somtijds is in den aanvang een normaal houtlichaam aanwezig, terwijl pas later een splijting optreedt, doordat het cambium niet overal op dezelfde wijze met zijn werkzaamheid doorgaat. Of wel, er ontstaat een nieuwe cambiumring buiten de bestaande, dus eenigszins vergelijkbaar met hetgeen bij de biet gevonden wordt. Daartegenover staan dan de gevallen, waar van den beginne af meerdere cambia werkzaam zijn en dus dadelijk afzonderlijke houtlichamen optreden. Dan kan bovendien een reeds gevormd houtlichaam gespleten worden door woekeringen, die uit kunnen gaan van het houtparenchym of de mergstralen, zoodat men een uiterst moeilijk te ontwarren beeld krijgt. De overeenkomst met een touw wordt nog grooter, wanneer de weefselmassa's tusschen de verschillende hout- en bastmassa's gespleten worden en daar ook kurkvorming plaats heeft.

Fig. 114 geeft het beeld van een doorsnee door een dergelijken stengel van een *Bauhinia*, die nog de eigenaardigheid er bij heeft, dat hij geheel afgeplat is en bovendien eigenaardige vleugels en plooien vertoont.

§ 30. Kurk.

Vroeger hebben wij gezien, dat de epidermis het primaire huidweefsel van de plant is; deze epidermis blijft bij de bladen zoolang bestaan als het blad leeft. Bij wortels gaat zij spoedig te gronde en wordt dan als beschuttend weefsel vervangen door de exodermis; bij stengels blijft de opperhuid, wanneer de plant éénjarig is.

Daar, waar secundaire diktegroei aangetroffen wordt, wordt de epidermis natuurlijk langzamerhand naar buiten geschoven en er zijn zeer weinig opperhuiden, die daartegen bestand zijn.

Alleen bij *Viscum* en *Acer striatum* blijft de epidermis meegroeien, zoodat zelfs 40-jarige takken nog een opperhuid kunnen bezitten, die levend is. De cellen daarvan vermenigvuldigen zich dan door radiale wanden, terwijl de buitenwand van binnen aangroeit, naarmate hij van buiten afschilfert.

In de groote meerderheid van de gevallen wordt de epidermis bij secundairen diktegroei echter vervangen door kurk, een secundair weefsel, dat gevormd wordt door een secundair meristeem, dat den naam *phellogeen* draagt.

Dit phellogeen ontstaat in reeds volwassen cellen door deelingen, die evenwijdig aan den omtrek loopen, dus door perikline wanden en ook de volgende deelingen vinden steeds plaats door perikline wanden, ten gevolge waarvan een radiale reeks van cellen ontstaat (zie fig. 115 en 116). Deze cellen worden in hoofdzaak naar buiten toe gevormd, zoodat dan dus het phellogeen aan de binnenzijde van het nieuwe weefsel ligt. Dit draagt den naam van *periderm* of *kurk;* ontstaat er daarentegen weefsel aan de binnenzijde, dan wordt dit *phelloderm* of *kurkschors* genoemd.

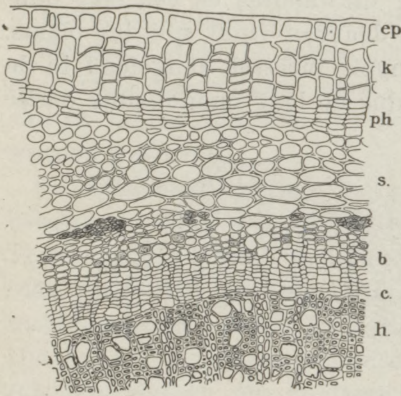


Fig. 115. Dwarse doorsnede door den omtrek van een stengel van Sambucus nigra; *h.* hout, *c.* cambium, *b.* bast, *s.* schors, *ph.* phellogeen, *k.* kurk, *ep.* opperhuid; er is slechts één enkele laag van phellodermcellen gevormd. Vergr. 75.

De kurkschors bestaat uit levende cellen met intercellulaire holten. Zij gelijken, zoowel wat hun vorm als hun inhoud betreft, op de gewone schorscellen, zijn dus b.v. ook dikwijls collenchymatisch, bevatten chlorophyl, enz. De grens tusschen schors en phelloderm is te vinden, door te letten op de rangschikking van de cellen.

Geheel afwijkend is daarentegen de bouw van het periderm. Daar sluiten de cellen aaneen zonder intercellulaire holten, terwijl de wanden al spoedig verkurken, d.w.z. zoo goed als impermeabel worden voor water. Ten gevolge daarvan zullen de protoplasten afsterven, zoodat kurk in volwassen toestand een dood weefsel

is. Als inhoud van de kurkcellen vindt men dus lucht, maar ook wel gele en bruine inhoudsstoffen, looistoffen en derivaten daarvan; met de gele kleur van de celwanden is dit aanleiding tot het uiterlijk van kurk. In bepaalde gevallen kan men er nog wel iets anders in vinden, b.v. bij de berk korreltjes van betuline, waaraan de berkestammen hun wit uiterlijk te danken hebben.

Somtijds vindt men bij het periderm afwisselend lagen met en zonder kurkstof, waarbij de laatste dan verhout zijn; daar kan dikwijls later splijting plaats hebben en zoodoende een afschilferen, zooals het bij takjes van de den wordt gezien. Bij de berk ontstaat jaarlijks één laag dikwandige en één laag dunwandige kurkcellen; op de grens daarvan vindt splijting plaats.

Het phellogeen wordt bij stengels meestal aangelegd in de buitenste laag van schorscellen, dus de laag onmiddellijk *onder*

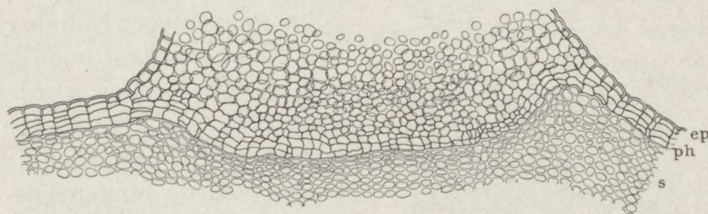


Fig. 116. Dwarse doorsnede door een lenticel van Sambucus nigra; *ep* opperhuid, *ph.* phellogeen, *s.* schors. Verg. 75.

de opperhuid (fig. 115); somtijds echter, b.v. bij de *Pomeae* onder de *Rosaceae* kan het *in* de epidermiscellen ontstaan. Nog minder vindt men het geval, dat het phellogeen veel dieper wordt aangelegd, namelijk in het pericykel, zooals bij den wijnstok, de kamperfoelie en het geslacht *Clematis*; bij wortels ontstaat het phellogeen *altijd* in het pericykel. Het behoeft wel nauwelijks gezegd te worden, dat weefsels die buiten de kurk liggen, niet voldoende water meer kunnen krijgen en dus afsterven.

Een deel, dat door een kurkhuid wordt omgeven, is nu echter niet geheel en al van de communicatie met de buitenlucht afgesloten. Dat is een gevolg van het voorkomen van een bizonderen vorm van pneumathoden, die men met den naam van *lenticellen* bestempelt (zie fig. 116).

Lenticellen bestaan uit een los weefsel van cellen, dat men

als *vulweefsel* aanduidt; dit wordt al of niet vastgehouden door banden van een dichter weefsel. In elk geval komen er vele intercellulaire holten in voor en maken deze een verbinding van de buitenlucht met de gassen binnen de schors mogelijk. De cellen zwellen met water vrij sterk op en puilen dan vooral eenigszins naar buiten boven de overige kurkhuid. Wanneer het phellogeen oppervlakkig wordt aangelegd, liggen de lenticellen onder de huidmondjes; wordt het dieper in het inwendige gevormd, dan bestaat die samenhang niet. Iedereen heeft lenticellen wel eens met het bloote oog gezien, daar zij zich voordoen als lensvormige lichaampjes in de kurkhuid, waaromheen men gewoonlijk de opperhuid eenigszins naar buiten ziet omgekruld.

Wanneer altijd hetzelfde phellogeen werkzaam blijft, spreekt men van *enkelvoudige kurk*, terwijl bij de *samengestelde kurk* aan de binnenzijde van het bestaande later nieuwe phellogenen worden gevormd.

De enkelvoudige kurk is in het voorgaande al in hoofdzaak besproken; op enkele bizonderheden kan nog worden gewezen. Tegenover de zeer dunne kurk, die men bij de aardappel als schil aantreft, staat het geval bij de kurkeik, de kurkiep, enkele eschdoornsoorten, enz., waar dikke kurkmassa's worden gevormd. Het bekendste is dit verschijnsel bij de Zuid-Europeesche kurkeik *(Quercus Suber)*, die de flesschenkurk levert. Daarvoor wordt de eerst ontstane kurk verwijderd tot op het phellogeen. Dan vormt zich een nieuw phellogeen, dat nu een zeer regelmatig gebouwde technisch bruikbare kurk levert. Deze kurk kan alle 6 of 8 jaar geschild worden. Wanneer men een dwarse doorsnede van zulke kurk beschouwt (fig. 117), ziet men een zeer regelmatige ligging van de cellen in radiale reeksen; maar bovendien blijkt, dat er onderscheid gemaakt kan worden tusschen de dunwandige voorjaars- en de dikwandige najaarskurk; laatstgenoemde heeft ook een iets nauwer lumen. Zoodoende ontstaan scherpe grenzen tusschen de verschillende jaarringen, die ook met het bloote oog te zien zijn. Een overlangsche radiale doorsnede geeft vrij wel hetzelfde beeld; alleen zijn de cellen iets meer in de lengte gerekt. Daarentegen ziet de tangentiale doorsnede van fig. 118 er geheel anders uit, omdat men daar tegen de rijen van kurkcellen aanziet; dit is het beeld dat er aanleiding toe is geweest, dat door ROBERT HOOKE het eerst het

woord cel is gebezigd. De lenticellen doen zich in de flesschenkurk voor als lange gangen, die gevuld zijn met een bruin poeder, de resten van het vulweefsel.

Zooals reeds gezegd werd, treedt een samengestelde kurkhuid op, wanneer niet altijd hetzelfde phellogeen werkzaam blijft, maar nieuwe phellogenen binnen het bestaande worden aangelegd. Dat gebeurt meestal in dien vorm (zie fig. 119), dat het nieuwe phellogeen ergens aansluit aan het bestaande, dan een zekere hoeveelheid weefsel afsluit van het inwendige van den

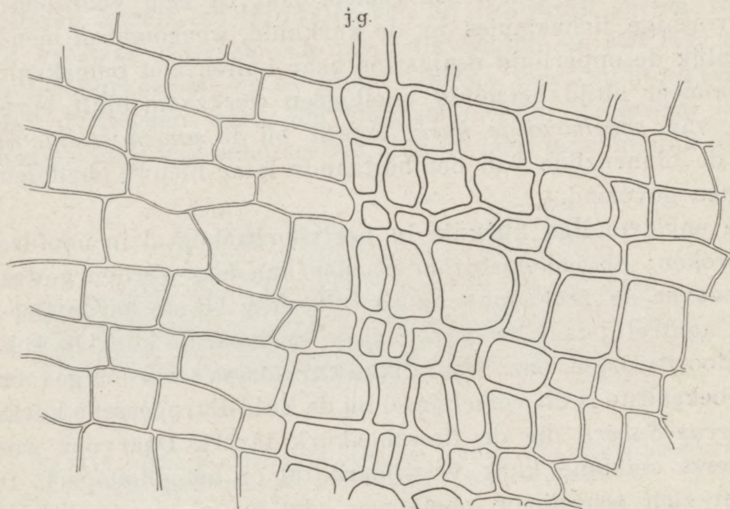


Fig. 117. Dwarse doorsnede door gewone flesschenkurk; *j.g.* jaarringgrens, links daarvan voorjaarskurk. rechts najaarskurk. Vergr. 250.

stam en vervolgens weer ergens anders aansluit aan het oude phellogeen. Het nieuwe krijgt dus een schubvormige gedaante en in verband daarmee wordt hier ook wel van *schubbenkurk* gesproken.

Het behoeft wel nauwelijks meer gezegd te worden, dat de kurk, die door dit nieuwe phellogeen gevormd wordt, geen water meer doorlaat, wat ten gevolge heeft, dat het daarbuiten gelegen weefsel afsterft. Dit weefsel is natuurlijk oorspronkelijk phelloderm en primaire schors, maar naarmate het hier genoemde proces zich herhaalt, kunnen ook pericykel, primaire en zelfs secundaire bast in de samengestelde kurkhuid worden opgeno-

men, die dientengevolge inderdaad een uiterst samengesteld beeld vertoont.

De genoemde schubben kunnen nu in hun geheel worden afgeworpen, zooals men dit zoo opvallend bij de stammen der platanen zien kan, maar meestal blijven zij aan den boom zitten of raken slechts voor een gedeelte los. Daaraan hebben oude stammen van eiken, iepen, dennen hun ruw uiterlijk te danken

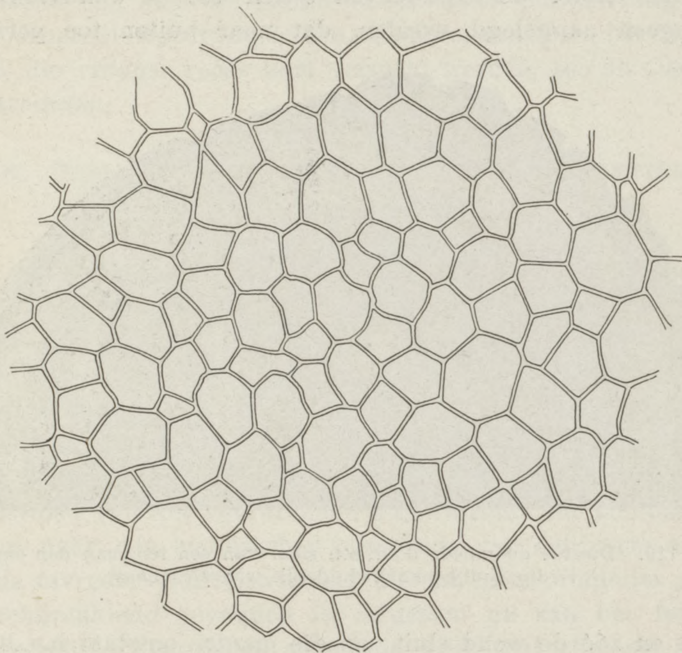


Fig. 118. Overlangsche tangentiale doorsnede door flesschenkurk. Vergr. 250.

Daartegenover staat dan de beuk, waar nooit een samengestelde kurkhuid ontstaat; vandaar het gladde uiterlijk der stammen.

De leeftijd, waarop de schubbenkurk begint te ontstaan, is bij verschillende boomen zeer verschillend: bij de den reeds op 8—10 jarigen leeftijd, bij de eik eerst na 25 tot 35 jaar, bij de zilverspar en de haagbeuk zelfs pas na meer dan 50 jaar.

In zeer enkele gevallen, zooals bij kamperfoelie, wijnstok en *Clematis*, ontstaat het nieuwe phellogeen niet in aansluiting aan het reeds bestaande, maar aan de binnenzijde op een zekeren

afstand daarvan ringvormig. Wanneer hier de samengestelde kurkhuid wordt afgeworpen, geschiedt dit in den vorm van lange smalle repen, die ieder kan waarnemen, die de stengels van de bovengenoemde planten eens even beschouwt.

In aansluiting aan hetgeen over gewone kurk gezegd is, zullen hier nog enkele opmerkingen volgen over *wondkurk*; dat is een weefsel, dat na verwonding optreedt. Bij kruidachtige gewassen ziet men onder de afgestorven cellen van de wondvlakte een phellogeen aangelegd worden, dat naar buiten toe periderm



Fig. 119. Dwarse doorsnede door een stam van een iep; aan den omtrek is de schubbenkurk duidelijk waarneembaar.

vormt en zóó de wond sluit; op die manier ontstaat b.v. bij een aardappel na verwonding een nieuwe schil.

Bij houtige deelen gaan de aan de wond grenzende parenchymatische cellen woekeren en vormen een zeer los weefsel uit witachtige cellen bestaande, dat men met den naam *wondcallus* bestempelt. In zulk een callus ontstaat dan later een phellogeen, waardoor nu ook hier wondkurk gevormd wordt; in enkele gevallen kunnen calluscellen ook zelf verkurken.

Wondkurk ontstaat ook ter overwalling van wonden, die een gevolg zijn van het afwerpen van bladen of takken. Terwijl bij *Monocotylen* de bladen dikwijls aan hun top beginnen af te sterven en zoo langzamerhand te gronde gaan, ziet men bij de meeste *Dicotylen* een afwerpen langs een gladde breukvlakte.

Het losraken geschiedt in een laag, die dikwijls reeds lang voor het afwerpen is aangelegd en die den naam gekregen heeft van *Mohlsche laag*. De kurk wordt daarbinnen gevormd, somtijds reeds voordat het blad nog afgevallen is, meestal echter daarna.

Gewoonlijk sterven takken langzamerhand af, terwijl de wondvlakte door wondkurk overwald wordt; alleen in zeldzame gevallen is ook hier een gladde breukvlakte, die dan lang vooruit voorbereid wordt door een scheidingsweefsel; het zijn gevallen, die vroeger reeds kort vermeld werden, zoo bij *Castilloa* en *Taxodium*.

§ 31. Algemeene beschouwingen over experimenteele morphologie.

Tot nu toe hebben wij bij de behandeling van de morphologie ons beperkt tot het beschrijven van den vorm, zonder ons te bekommeren omtrent de vraag, waarom die vorm zoo en niet anders is.

Een beantwoording van die vraag kan nu op verschillende wijzen beproefd worden. Ten eerste kan men de methode volgen, die in de tweede helft van de 19de eeuw zeer geliefd was onder den invloed van het veldwinnend Darwinisme. Men kan namelijk vragen naar den historischen oorsprong van den vorm, en zich ermede tevreden stellen, wanneer die met meer of minder groote waarschijnlijkheid gevonden is. Afgezien nu van het feit, dat een dergelijke historische zekerheid altijd zal zijn een groote *on*zekerheid, heeft men ten slotte daarmede toch niets anders bereikt dan te weten, *hoe* het in den loop der eeuwen gegaan is, niet het *waarom* aangegeven; en wat men wenscht, is een causale verklaring.

Er is ook wel eens gezegd, dat men een verklaring van een vorm gegeven heeft, wanneer men de functie er van aangewezen heeft. Dit is echter de paarden achter den wagen spannen. Omdat een blad voorzien is van stomata, kan daardoorheen gaswisseling plaats hebben; maar het is de zaak omdraaien, wanneer men redeneert, dat een blad stomata bezit, omdat er een bepaalde gaswisseling moet zijn. Wie zoo redeneert, verwijdert zich van de basis der natuurwetenschappen en gaat causae

finales invoeren. Het is zijn recht, dit te doen; hij noeme zich alleen niet natuuronderzoeker, terwijl hij hiermede bezig is.

Wanneer men nu naar oorzaken van een vorm zoekt, kan men zich tevreden stellen met meer nabijliggende, of zoeken naar de verst verwijderde. Het spreekt wel haast vanzelf, dat in de meeste gevallen een onderzoeker dankbaar kan zijn, wanneer hij een van die naastbij liggende oorzaken weet aan te wijzen.

In de eerste plaats kan men zich natuurlijk de vraag stellen, hoe de uitwendige vorm samenhangt met den inwendigen bouw. Dikwijls is dat reeds op het eerste gezicht uit te maken, zooals b.v. wanneer het fluweelige uiterlijk van sommige bladen een gevolg blijkt te zijn van de aanwezigheid van korte papilachtige haren op de oppervlakte van de epidermis; maar in andere gevallen is die zaak volstrekt niet zoo evident. Waarom b.v. zijn sommige bladen getand? Welke cellen werken daaraan mee en in het algemeen, welke cellen bepalen den vorm van een blad? Om op die vragen een antwoord te krijgen, is het noodzakelijk een proef te nemen. Dat is slechts in zeer enkele gevallen gelukt met behulp van de zoogenaamde chimaeren en daarom zal over deze chimaeren het noodige gezegd moeten worden.

Een andere vraag, die men zich stellen kan, is deze, of in de groeipunten van wortel en stengel reeds volledig bepaald is, wat er later uit ontstaan zal, dan wel of uitwendige omstandigheden hier invloed op den vorm kunnen uitoefenen. Ter beantwoording van deze vraag beschikte men wel reeds zeer lang over een betrekkelijk groot feitenmateriaal, dat a.h.w. toevallig in de natuur gevonden was, maar men maakte er geen of weinig gebruik van; pas in de laatste tientallen van jaren is men dit feitenmateriaal nauwkeurig gaan onderzoeken in verband met rechtstreeksche proeven, waarbij men de uitwendige omstandigheden zoo veel mogelijk liet wisselen, ten einde te trachten, invloed op den vorm der planten uit te oefenen. Zoo heeft zich een wetenschap ontwikkeld, die men met den naam van *experimenteele morphologie* heeft bestempeld. Het is iets dergelijks, als hetgeen men in de zoölogie *ontwikkelingsmechanica* noemt; dat er inderdaad overeenkomst bestaat tusschen deze beide wetenschappen, staat daarmee in verband, dat men in de zoölogie, wil men invloed op den vorm van het dier uitoefenen, natuurlijk

zijn toevlucht moet nemen tot proeven met jonge embryos.

Het kan de vraag zijn, of men deze experimenteele morphologie onder de morphologie moet behandelen en of deze niet veeleer thuis behoort bij de physiologie. Voor beide wijzen van handelen is iets te zeggen; het geldt hier weer een schotje, dat de mensch gemaakt heeft en dat in de natuur niet bestaat. Maar hoewel er wellicht aanleiding is, later bij de behandeling van het hoofdstuk groei van de physiologie kort op deze vragen terug te komen, is het toch goed er hier meer in het bizonder de aandacht aan te wijden, die de nieuwe wetenschap verdient. Het zijn onderzoekers uit verschillende landen, die hier baanbrekend hebben gewerkt, maar daaronder moeten zeker in de eerste plaats genoemd worden de Franschman Gaston Bonnier en de Duitscher K. Goebel.

Eindelijk kan nog een derde vorm van vragen gesteld worden, namelijk deze, of het mogelijk is, den vorm van een plant door wisseling van uitwendige omstandigheden blijvend te veranderen, of dat er wellicht in den physischen en chemischen bouw van de plant oorzaken te vinden zijn, die zulks verhinderen.

Hier raakt men ten slotte het grondprobleem, dat ieder morpholoog zich stellen moet, namelijk dit, of men uit den physischen en chemischen bouw van een plant conclusies kan trekken omtrent den vorm. Op dit gebied is nog pas de eerste schemering van licht te zien en dat wel tengevolge van onderzoekingen, die liggen op het gebied der erfelijkheidsleer, waarbij het gelukt is, bepaalde uitwendig zichtbare eigenschappen van een plant te analyseeren en terug te brengen tot eenheden, die men wel is waar niet nader kent, maar waarvan men de enkelvoudige natuur toch waarschijnlijk heeft kunnen maken.

Dit onderzoek raakt zoozeer de vraagstukken, die samenvallen met de verschijnselen der voortplanting, dat het geraden schijnt ze te bespreken bij dat hoofdstuk der physiologie, waar over deze belangrijke levensverschijnselen gehandeld wordt.

Daar zal dan ook tevens de vraag behandeld worden, of men na kan gaan, waar die dragers van erfelijke eigenschappen meer in het bizonder in de cel te vinden zijn.

Wij zullen dus thans onder het eerste deel van dit werk, de morphologie, nog een § moeten wijden aan de behandeling der chimaeren, een andere aan de experimenteele morphologie in

engeren zin, d.w.z. aan den invloed van de uitwendige omstandigheden op den vorm en den bouw der planten.

§ 32. Chimaeren.

Een proef, door H. Winkler genomen, kan duidelijk maken, waar het in deze § om gaat. Door hem werd een tak van de zwarte nachtschade, *Solanum nigrum*, geënt op een onderstam van een tomaat, *Solanum Lycopersicum*, en wel zoodanig, dat uit een stengel van een tomaat een wigvormig stuk werd weggesneden, terwijl in de zoo ontstane holte een wigvormig toegespitst uiteinde van een spruit van *Solanum nigrum* werd geplaatst (zie fig. 120).

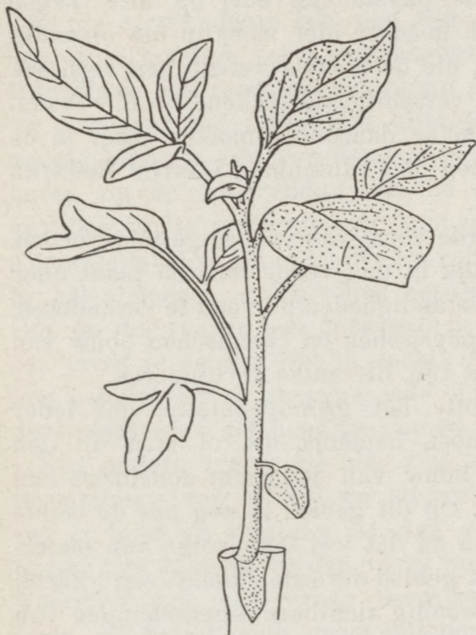


Fig. 120. Enting van Solanum nigrum in een wigvormige insnijding van een tomatenstengel. Na de vergroeiing werd alles boven de entplaats weggesneden. Op de grens van beide weefsels heeft zich uit een adventiefknop een sectoriaalchimaere ontwikkeld, ten deele uit weefsel van Solanum nigrum bestaande (gestippeld), ten deele uit weefsel van de tomaat. Volgens Winkler.

Nadat beide weefsels vergroeid waren, werd de spruit van de *Solanum* boven de vergroeiingsplaats afgesneden, zoodat men een sneevlakte kreeg, waarvan het centrum uit weefsel van de nachtschade, de twee peripherische stukken uit weefsel van de tomaat bestonden. Nu werden van die plant verder alle knoppen verwijderd, ten gevolge waarvan op de genoemde sneevlakte zich callus met adventieve knoppen ging vormen. Die adventieve knoppen gaven, wanneer zij op het centrum zaten, aanleiding tot het ontstaan van spruiten van *Solanum nigrum,* terwijl aan de peripherie natuurlijk tomatentakken voor den dag kwamen.

Maar nu en dan ontstond een knop juist op de vergroeiïngsplaats van de beide weefsels en men kan zich wel voorstellen, dat hier de mogelijkheid bestond, dat in zulk een knop cellen van beide planten terecht kwamen. Dat was nu inderdaad een enkele maal het geval en daaruit ontstonden dubbelwezens, die ten deele nachtschade, ten deele tomaat waren; aan zulke wezens gaf de ontdekker den naam *chimaeren.*

Chimaeren kunnen zich op twee wijzen voordoen; de eene is het eenvoudigste, het zijn de zoogenaamde *sectoriaalchimaeren.* Daarbij bestaat een sector van het vegetatiepunt en dus ook van de geheele plant uit weefsel van de éene soort, terwijl het verdere deel van het vegetatiepunt uit weefsel van de andere



Fig. 121. *A* Blad van Solanum nigrum; *C* blad van de tomaat; *B* blad van een sectoriaalchimaere, dat rechts tomatennatuur bezit, links de natuur van Solanum nigrum. Volgens WINKLER.

is opgebouwd (fig. 120). Er loopt dus een scherpe scheidingslijn tusschen de twee in elkaar gegroeide planten, die zoodanig kan zijn, dat de eene helft van een blad tomaateigenschappen kan bezitten, de andere helft eigenschappen van de zwarte nachtschade (zie fig. 121).

De cellen kunnen echter ook zoodanig ten opzichte van elkaar gerangschikt zijn, dat één of meer peripherische lagen tot de eene plant, de andere cellen tot de andere soort behooren. Deze zijn dan van elkaar gescheiden door perikline celwanden, vandaar dat men spreekt van *periklinaalchimaeren.*

Hoe weet men in zulk een geval tot welke soort de cellen behooren? Door telling van het aantal chromosomen, dat bij de kerndeeling een rol speelt. Men moet daarvoor dus zich deelende

cellen in de vegetatiepunten onderzoeken en dan blijkt b.v., dat bij *Solanum tubingense*, een van de nieuwe vormen, de kernen van de epidermis, of beter van het dermatogeen, 24 chromosomen hebben, het verdere deel van de plant 72. Daar het eerstgenoemde getal wordt aangetroffen bij de tomaat, moet men de gevolgtrekking maken, dat de epidermis bestaat uit tomatenweefsel; evenzoo wegens de aanwezigheid van 72 chromosomen bij *Solanum nigrum*, dat het overige weefsel aan die soort toebehoort.

Vergelijkt men nu *Solanum tubingense* met de beide vormen,



Fig 122. Spruit van Solanum nigrum.

waaruit zij ontstaan is (zie fig. 122, 123, 124), dan vallen tal van verschillen in bladvorm, beharing, kleur van de bloemkroon, kleur en vorm van de vrucht op, die men dus op deze wijze analyseeren kan en toe kan schrijven aan de werkelijke oorzaak. Zoo is ook bekend geworden een *Solanum Koelreuterianum*, waar het geheele weefsel afkomstig is van de tomaat, met uitzondering van de buitenste cellaag, die afkomstig blijkt van de zwarte nachtschade. Ook zijn er bekend geworden een *Solanum proteus* (fig. 125), waar de *twee* buitenste lagen van de tomaat herkomstig zijn

en een *Solanum Gaertnerianum*, waar omgekeerd de twee buitenste cellagen uit weefsel van de zwarte nachtschade bestaan.

De geslachtscellen der hoogere planten ontstaan altijd uit de subepidermale cellaag; zij zullen dus zuiver hetzij tot de eene, hetzij tot de andere soort behooren en bij zelfbestuiving of bij



Fig. 123. Spruit van Solanum tubingense.

onderlinge bestuiving zal een zaad worden voortgebracht, dat alleen *Solanum nigrum* of *Solanum Lycopersicum* is; het eerste natuurlijk bij *S. tubingense* en *S. Gaertnerianum*, het tweede bij *S. Koelreuterianum* en *S. proteus*. Wil men de periklinaalchimaeren voortplanten, dan moet men ze ongeslachtelijk, dus door stekken, vermenigvuldigen.



Fig. 124. Spruit van Solanum Lycopersicum.

Hetgeen hier experimenteel verkregen is, geeft een bevestiging van het anatomisch onderzoek der vegetatiepunten. Immers, het

blijkt nu duidelijk, dat de cellen van de beide buitenste cellagen in het groeipunt nooit door elkaar heen groeien, maar dat het dermatogeen alleen de epidermis doet ontstaan, terwijl de buitenste laag van het peribleem alleen de buitenste laag van de schors vormt.

Toch leveren juist de periklinaalchimaeren het bewijs, dat de differentiatie in het meristeem niet zoo ver gegaan is, dat uit het dermatogeen nu ook niets anders *kan* ontstaan dan de opperhuid of uit het peribleem alleen de schors. Immers nu en dan vormen zich zoogenaamde terugslagen, waarbij *S. tubingense* plotseling een spruit van *Solanum nigrum* of zeer zeldzaam een van de tomaat voortbrengt. Daaruit volgt dus, dat de binnenste cellagen van de zwarte nachtschade in staat zijn een epidermis te regenereeren en omgekeerd, dat het dermatogeen weer de heele plant van *S. Lycopersicum* kan vormen. Uit verdere waarnemingen in die richting is het wel volkomen duidelijk geworden, dat potentieel elke cel van het meristeem het vermogen bezit, de geheele plant te vormen, zoodat dus ook alle erfelijke eigenschappen in die ééne cel moeten te vinden zijn.

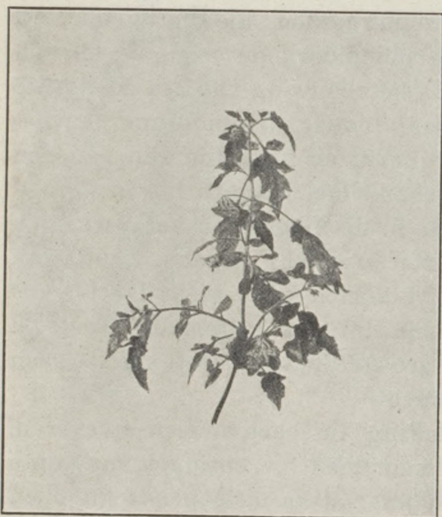


Fig. 125. Spruit van Solanum proteus.

Er zijn nog enkele andere periklinaalchimaeren bekend geworden. De beroemdste daarvan is *Cytisus Adami*, Adam's goudenregen, een plant, die meer dan 100 jaren geleden door den tuinman ADAM verkregen werd bij enting van een purperenregen *(Cytisus purpureus)* op een goudenregen *(Cytisus Laburnum)*. Sedert werd deze plant vegetatief voortgeplant en bij onderzoek is gebleken, dat het een goudenregen is met één enkele cellaag van den purperenregen als opperhuid. De plant wordt thans tamelijk veel als sierheester gekweekt en valt dan bizonder in

het oog, omdat er vrij dikwijls terugslagen aan worden gevonden naar den goudenregen, maar ook wel eens naar den purperenregen.

Twee andere periklinaalchimaeren tusschen mispel en meidoorn zullen hier buiten bespreking blijven; daarentegen moet er wel nog op gewezen worden, dat ook sommige bonte planten onder het hier genoemde begrip vallen.

Het bekendste in dit opzicht zijn de witbonte *Pelargonium zonale*, de zoogenaamde *Geranium* onzer tuinen met bladen met witten rand. Dit is een periklinaalchimaere, waar het vermogen om bladgroen voort te brengen in de subepidermale cellaag verloren is gegaan. Daar nu de bladrand slechts uit vier lagen van cellen bestaat: de beide opperhuiden, die natuurlijk vrij zijn van chlorophyl en de twee subepidermale cellagen, moeten deze randen niet groen zien. Bij beschouwing van een doorsnede blijkt trouwens, dat ook de laag onder de epidermis van het verdere blad geen chlorophyl bevat en hetzelfde kan van den stengel gezegd worden. In verband met hetgeen boven gezegd werd, volgt er dus ook uit, dat in de kiemcellen het vermogen om bladgroen te vormen verloren moet zijn gegaan. Zaden van deze planten geven dan ook volkomen witte kiemplantjes, die dientengevolge niet in staat zijn tot een zelfstandig bestaan. Alleen door ze te enten op groene planten, heeft men ze een eind ver tot ontwikkeling gebracht.

Niet alle planten, die bij enting tusschenvormen opleveren, zijn periklinaalchimaeren. Zoo kent men b.v. entingen van bonte *Abutilon* op groene *Abutilon's,* waarbij de uitloopende knoppen van de groene planten bonte spruiten vormen; het is gebleken, dat men hier met een infectie te doen heeft, die men echter niet aan mikro-organismen kan toeschrijven en die men bestempelt met den naam *infectieuse chlorose.* Het is hier niet de plaats, op deze verschijnselen meer in bizonderheden in te gaan.

§ 33. Invloed van uitwendige omstandigheden op den vorm der plantendeelen.

In deze § zal getracht worden een antwoord te geven op de vraag, of in het groeipunt reeds volkomen bepaald is, wat er uit ontstaan zal; men weet reeds lang, dat dit antwoord ontkennend moet luiden.

Vooreerst zijn er in de vrije natuur verschijnselen waargenomen van misvormingen, die bij planten optreden ten gevolge van de aanwezigheid van parasieten van dierlijken of plantaardigen aard, welke men met den naam *gallen* bestempelt.

Kiezen wij eerst een paar voorbeelden van plantaardige parasieten. Bij de cacaoplant kan in Suriname een parasiet optreden, die den naam draagt van *Marasmius perniciosus;* het is een klein paddestoeltje, dus een soort van schimmel. Wanneer deze schimmel den knop van een cacaoplant aantast, ontwikkelt zich daaruit geen gewone spruit, maar een zoogenaamde *krulloot,* d.w.z. zooals fig. 126 doet zien, er ontstaat een tak, die veel dikker is dan gewoonlijk, die eigenaardig gekromd is, en die nog verdere eigenaardigheden bezit van dien aard, dat iedereen op het eerste gezicht het verschil met een normale spruit opmerkt. Ook de inwendige bouw is geheel verschillend, zooals een blik op de figuren 127 en 128 dadelijk zal doen zien; een nadere uitwijding zal wel onnoodig zijn. De aanwezigheid van deze schimmel is dus aanleiding, dat zich uit het vegetatiepunt iets anders heeft ontwikkeld, dan het geval geweest zou zijn, wanneer de schimmel er niet geweest was. Vermoedelijk moet men daarbij denken aan den invloed van de een of andere chemische stof, die door de schimmel wordt afgescheiden.



Fig. 126. Krulloot van Theobroma Cacao. Het onderste deel van den stengel is nog normaal.

Soortgelijke gevallen kan men nu in aantal noemen. Vooreerst de zoogenaamde *heksenbezems,* die men bij verschillende boomen kan aantreffen en die teweeg worden gebracht door de aantasting door een schimmel, behoorende tot het geslacht *Exoascus;* dan de sterke misvormingen, die men bij tal van planten vindt als gevolg van de aantasting door roest- of brandzwammen (*Uredineae* of *Ustilagineae*). Als een bizonder voorbeeld van de laatste wil ik

even *Ustilago violacea* noemen, die bij de vrouwelijke *Lychnis diurna* aanleiding is, dat zich de meeldraden gaan ontwikkelen; maar met dit onderscheid met normale meeldraden, dat er in de helmhokjes geen stuifmeel zit, daar dit vervangen is door de sporen van de brandzwam.

Bekender nog dan de gallen, door planten teweeggebracht, zijn die, waarvan dieren de oorzaak zijn. Dat kunnen vooral zijn galmijten, galmuggen of galwespen. Om ons tot de laatste te beperken, wil ik er op wijzen, dat eenzelfde plant verschillende *Cynipiden* kan herbergen, die dan ook geheel verschillende gallen doen ontstaan. Zoo vindt men op de roos, bij de aantasting door twee soorten van het geslacht *Rhodites,* zoowel de groote sterk behaarde en roode gallen, die bekend zijn onder den naam van bedeguar, als kleine ronde galletjes, die eveneens rood gekleurd zijn. Maar veel opvallender is het verschijnsel bij den eik. Iedereen heeft natuurlijk wel eens verschillende gallen van

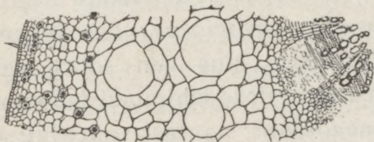


Fig. 127. Dwarse doorsnede door een bladgewricht van de cacao. Vergr. 50.

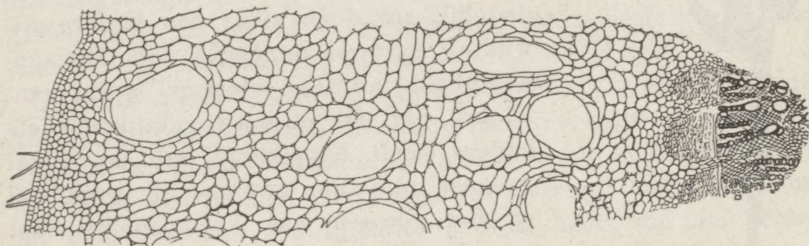


Fig. 128. Dwarse doorsnede door een bladgewricht van een krulloot van cacao; in het zieke weefsel zijn hier en daar schimmeldraden te zien, als zwarte streepjes. Bovendien toont een vergelijking met fig. 127, dat de anatomische bouw sterke veranderingen heeft ondergaan, vooral bestaande in een vermeerdering van het aantal cellen en een vergrooting en afronding van elke cel op zichzelf. Vergr. 50.

den eik gezien; deze worden alle door verschillende *Cynipiden* teweeg gebracht.

Nog sterker is, dat eenzelfde insect in verschillende ontwikkelingstoestanden ook verschillende gallen kan doen ontstaan. Een enkel voorbeeld moge dit toelichten. Iedereen kent de gewone

eikegallen, die men op de achterzijde van de bladen aantreft en die met deze bladen samen afvallen en dan bruin van kleur zijn. In November of December, afhankelijk van de weersgesteldheid, kruipt hier een volwassen insect uit van *Dryophanta folii*. Dit blijken uitsluitend wijfjes te zijn, die *parthenogenetisch*, d.w.z. zonder bevruchting, een ei leggen in een slapend oog van den eik. Daaruit ontwikkelt zich nu een kleine viollette gal, die met den naam *Taschenbergi*gal wordt aangeduid en waar in Mei de volwassen insecten uitkomen van *Spathegaster Taschenbergi*. Deze zijn mannelijk of vrouwelijk; de wijfjes leggen na bevruchting een ei op een jong eikeblad, en dit is aanleiding dat er weer een *folii*-gal gevormd wordt.

Men moet ook in zulke gevallen denken aan een of anderen chemischen invloed, door het galdier uitgeoefend, waarbij in het midden gelaten kan worden, of deze invloed uitgaat van het zich ontwikkelende insect, zooals in de meeste gevallen geschiedt, dan wel van het dier, dat het ei legt, zooals wellicht een heel enkele maal voorkomt. Het is goed, er daarbij op te wijzen, dat in zulk een gal nooit weefsels optreden, die niet ook tot den normalen levenscyclus van de plant behooren, dat er dus alleen een andere combinatie van die weefsels wordt aangetroffen.

In de tot nu toe genoemde gevallen levert de natuur a.h.w. het experiment, maar men kan ook opzettelijke proeven nemen, om de in deze § gestelde vraag te beantwoorden.

Daaromtrent wil ik het eerst wijzen op die proeven, welke door Gaston Bonnier genomen zijn, om den invloed van het alpine klimaat op de plant te onderzoeken. Daarvoor maakte hij gebruik van planten, die in het bezit waren van een wortelstok, zoodat hij ze scheuren kon en het eene gedeelte in de vlakte kon uitpoten (bij Fontainebleau), het andere stuk daarentegen in het hooggebergte (bij Chamounix).

Er bleek nu een zeer karakteristiek onderscheid op te treden tusschen de beide planten, dat zich accentueerde, wanneer de kultuur eenigen tijd werd voortgezet. In het hooggebergte zijn de onderaardsche deelen in verhouding sterker ontwikkeld; de stengelleden blijven kort, gedrongen, zij zijn daarbij geringer in aantal; de plant is meer behaard, de bladen zijn kleiner, dikker en donkerder groen, de bloemen grooter en veel intensiever van kleur. Het zijn in het algemeen die kenmerken, waardoor de

alpenplanten zich onderscheiden van de vlakteplanten. In fig. 129 zijn twee van de planten van Bonnier naast elkaar afgebeeld, waardoor dit verschil duidelijk in het oog springt.

Wat den inwendigen bouw betreft, ziet men bij de alpenplanten, dat de epidermis een dikkeren buitenwand bezit met een dikkere cuticula, terwijl het aantal stomata per eenheid van oppervlak grooter is geworden. Onder de epidermis treden een aantal dikwandige hypodermale cellen op. Overigens ziet men in den stengel de schors tegenover den centralen cilinder sterker gedifferentieerd, in de bladen het assimileerende weefsel krachtiger ontwikkeld en voorzien van meer en donkerder groen gekleurde chromatophoren. Het laatste geldt ook voor de kleur van de bloemen, die intensiever is dan in de vlakte.



Fig. 129. Plant van Helianthemum vulgare, waarvan de eene helft zich in de vlakte heeft ontwikkeld (P), de andere helft in het hooggebergte (M); dit laatste exemplaar is bij M' iets grooter weergegeven. Volgens Bonnier.

Een nadere analyse heeft er toe gevoerd, de factoren, waar het hier om gaat, uit elkaar te halen; het is daarbij gebleken, dat vooral het intensievere licht, de geringere vochtigheidstoestand van de atmosfeer en de lagere temperatuur van het alpine klimaat werkzaam zijn en wel alle in overeenkomstigen zin.

Bonnier heeft nu nog een tweede reeks van proeven uitgevoerd. Hij had namelijk een aantal alpenplanten vergeleken met dezelfde soorten, die in het hooge Noorden, meer in het bizonder op Spitsbergen, voorkomen. Daarbij traden eigenaardige constante verschillen op den voorgrond en de vraag was, of deze niet wellicht een gevolg waren van de veranderde omstan-

digheden daar in de nabijheid van de Noordpool; in het bizonder dacht Bonnier aan het continue licht, waaronder de planten daar leven, zij het dan ook, dat dit licht dikwijls door nevels getemperd wordt. Daarom werden nu proeven genomen, waarbij planten gekweekt werden bij electrisch booglicht (waaraan de schadelijke ultraviolette stralen zooveel mogelijk ontnomen waren, door het door een laag water heen te laten gaan). Eén groep van planten werd nu continu belicht, de andere groep kreeg afwisselend 12 uur licht en 12 uur donker.

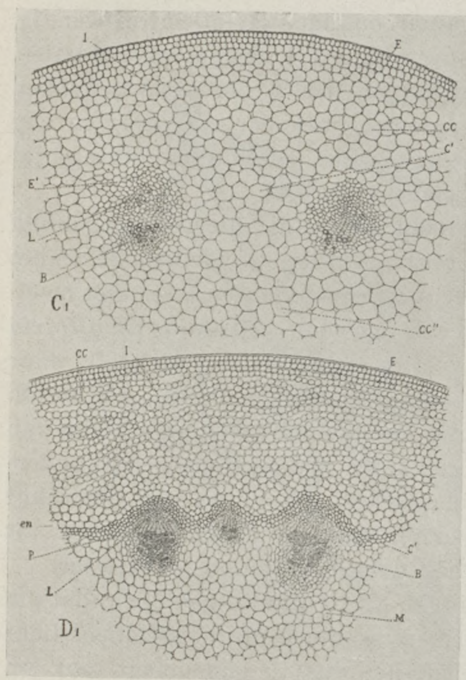


Fig. 130. Bladsteel van Helleborus niger, bij C_1 in continu licht gekweekt, bij D_1 discontinu belicht; E epidermis, CC schors, I intercellulaire holten, en endodermis, P pericykel, L bast, B hout, M merg, C' mergverbinding. Volgens Bonnier.

Het resultaat van deze proeven was zeer opvallend; er traden verschillen op in den uitwendigen vorm en ook in den anatomischen bouw. Het beste kan dit blijken, wanneer men in fig. 130 vergelijkt den bouw van een bladsteel van een *Helleborus* in continu (C_1) en in discontinu licht (D_1). De geheele bouw is eenvoudiger geworden en wat wel zeer opvallend is, de grens tusschen schors en centralen cilinder wordt onzichtbaar. Overigens vergelijke men de figuren; alleen is het noodig nog op één verschilpunt te wijzen, dat in de figuur niet te zien is, en wel op het optreden van bladgroen ook in weefsels, die zóó diep liggen, dat zij in normale omstandigheden er geheel vrij van zijn.

Bonnier spreekt hier van *groen etiolement* en hij vergelijkt deze planten met zulke, die in constant duister gegroeid zijn.

Het verschijnsel, dat dan optreedt, heeft iedereen wel eens gezien bij aardappels, die in een kelder zijn uitgeloopen. Er vormen zich dan lange bleekgele stengels met zeer kleine bladen en lange stengelleden (zie ook fig. 180 en 181). Afgezien dus van het gebrek aan chlorophyl, dat bij *etiolement* meestal optreedt, (niet altijd, b.v. niet bij dennen) ziet men zeer typische vormveranderingen van alle organen en dat niet alleen uitwendig, maar ook de anatomische bouw wijkt sterk af van den normalen. Opvallend is nu, dat die afwijkingen veel overeenkomst hebben met die, welke worden waargenomen, wanneer men planten aan continu licht blootstelt. Dat was dan ook de aanleiding, dat Bonnier daar van groen etiolement spreekt.

Een andere groep van verschijnselen, die hier een oogenblik besproken moeten worden, heeft betrekking op vormen, die in het bizonder in de jeugd van een plant optreden en later niet meer.

Als voorbeeld wijs ik op het gewone pijlkruid *(Sagittaria sagittifolia)*, dat men zoo veel in onze slooten aantreft, waar het opvalt door de langgesteelde pijlvormige bladen, die buiten het water uitsteken. Beschouwt men echter een jonge plant, dan blijkt, dat er eerst lijnvormige bladen ontstaan, die geheel ondergedoken zijn, terwijl latere bladen een spoor van een bladschijf bezitten en zoodoende langzamerhand de normale bladen tot stand komen; fig. 131 geeft een dergelijke jonge plant weer.

Het is door de onderzoekingen van Goebel gebleken, dat die lijnvormige bladen zich vormen, wanneer de hoeveelheid licht niet groot genoeg is; men heeft het dus in zijn macht, ook op lateren leeftijd weer lijnvormige bladen te doen ontstaan door de plant in zwak licht te plaatsen, wat men o.a. bereiken kan, door de laag water te vergrooten, waarin de plant groeit.

In verschillende gevallen is nu een dergelijke ervaring opgedaan. Zoo bij de bladen van het gewone blauwe klokje, *Campanula rotundifolia*, waar alleen de wortelbladen rond zijn, de latere lang lijnvormig; door een spruit in het duister te brengen, kan men deze dwingen ook later weer ronde bladen voort te brengen. Of om nog een voorbeeld te noemen, wanneer men een *Opuntia*, dus een *Cactus* met platte schijfvormige stengels in het donker brengt, (of beter een enkele spruit er van), ziet men, dat deze zich als een rolronde stengel gaat ontwikkelen.

Het zal wel niet noodig zijn, het aantal voorbeelden nog te

vermeerderen; alleen is het wellicht goed er op te wijzen, dat precies hetzelfde geldt voor de bloemdeelen. Het is vooral KLEBS geweest, die heeft kunnen aantoonen, dat ook deze zeer plastisch



Fig. 131. Jonge plant van Sagittaria sagittifolia; de bladen zijn genummerd; 1, 2 en 3 zijn lijnvormig zonder bladschijf, bij 4 begint een spoor van een bladschijf zichtbaar te worden, bij 5 is deze duidelijk aanwezig, maar nog niet pijlvormig, 6 en 7 vormen overgangen naar den eindtoestand, in 8 en 9 bereikt.

zijn en dat men het door wijziging der uitwendige omstandigheden in de hand heeft, hier in sterke mate veranderend op den bouw in te werken; ook kan men b.v. naar willekeur bloem- en



Fig. 132. Links gewone plant van Dipsacus sylvestris, rechts een exemplaar met klemdraai.

blad-dragende spruiten doen ontstaan bij zulke planten, waar het bloeien schijnbaar volkomen aan bepaalde spruiten gebonden is, zooals bij *Ajuga reptans,* het zenegroen.

Het allersterkst doet die invloed der uitwendige omstandigheden zich gelden bij de vormen, die door Hugo de Vries met den naam van *tusschenrassen* zijn bestempeld. Dat zijn planten, die de een of andere misvorming of sterke afwijking van den normalen bouw vertoonen, maar waar dit kenmerk slechts bij een zeker percentage der individuen voorkomt. Het blijkt, dat het optreden van de anomalie zeer onder den invloed staat van de voeding: goede voeding bevordert in het algemeen het optreden der afwijking, terwijl slechte voeding die vermindert.

Een enkel voorbeeld moge dit ophelderen. Er bestaat een soort van kaardebol, die het verschijnsel van klemdraai vertoont, d.w.z. dat de stengel getordeerd is en de bladen in een spiraal om den stengel heen staan, in plaats van kruiswijs zooals bij de gewone kaardebol. De plant, die in fig. 132 naast een normale is afgebeeld, heet *Dipsacus sylvestris torsus.*

Het is nu gebleken, dat men door goede voeding het aantal van de gedraaide stengels kan doen toenemen en door slechte voeding ze zelfs geheel kan doen verdwijnen. Iets dergelijks ziet men bij de vijftallige klaver, waar het aantal abnormale blaadjes eveneens door goede voeding in de hand wordt gewerkt.

In één geval is het zelfs gelukt het tijdstip te bepalen, waarop die veranderde voeding moet inwerken, wil men een resultaat bereiken, namelijk bij een soort van maankop, de *Papaver somniferum polycephalum.*

Hier zijn een aantal meeldraden vervangen door kleine rudimentaire stampers, die, zooals fig. 133 doet zien, rondom het gewone vruchtbeginsel heen zitten; ook hier is het aantal van deze afwijkende stampers afhankelijk van de voeding; naarmate deze beter is, zal dit aantal grooter kunnen zijn. Bij zeer slecht gevoede planten kunnen die rudimentaire stampers zelfs bijna geheel ontbreken. Maar het is te begrijpen, dat de invloed van de voeding zich alleen zal doen gelden op een tijd, waarop de jonge meeldraden en stampers nog niet zijn aangelegd, d.w.z. de *gevoelige periode* is voorbij, wanneer men wacht tot 6 weken na de ontkieming van het zaad. Men is dus in staat een plant te krijgen, die zeer krachtig is en toch geen of bijna geen rudimentaire

stampers bezit, door een dergelijke kiemplant eerst slecht te voeden en dan na zes weken zeer krachtig te bemesten.

Resumeerende blijkt er dus, dat in een vegetatiepunt nog niet vaststaat, wat er uit gevormd zal worden, maar dat uit- en inwendige omstandigheden in sterke mate wijzigend kunnen inwerken. Dat verklaart ook, waarom geen twee gelijksoortige

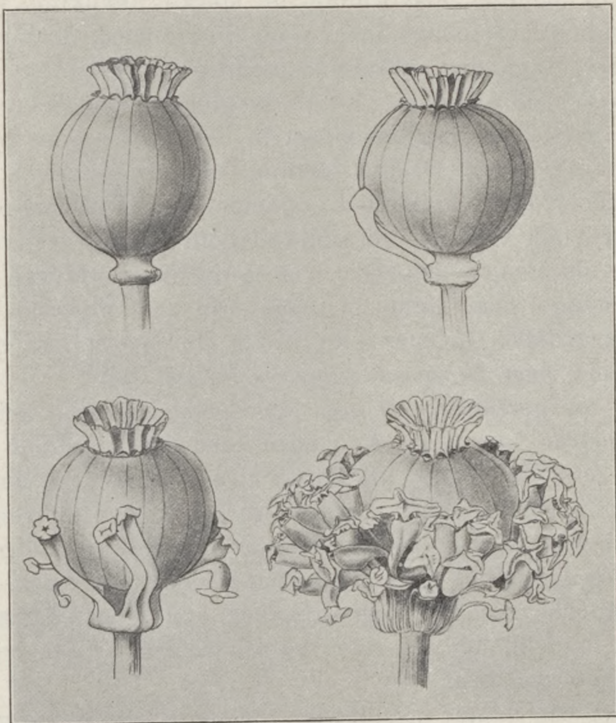


Fig. 133. Papaver somniferum polycephalum; boven links zonder, rechts met één extra-carpel, onder links met enkele, rechts met vele extra-carpellen. Ten deele volgens Hugo de Vries.

deelen van een plant volkomen aan elkaar gelijk zijn. Er werken op het groeipunt toch telkens weer eenigszins andere condities in en dientengevolge moeten er deelen ontstaan, die niet in alle opzichten aan elkaar gelijk zijn. Alleen weet men in zulke gewone gevallen niet aan te geven, *welke* omstandigheden dit geweest zijn, tenzij in zeer algemeene termen. Men moet zich daar er toe bepalen te constateeren, *dat* de ongelijkheid aanwezig is en

men kan ten hoogste die ongelijke deelen in groepen verdeelen en nagaan, hoe groot het percentage is, dat van elk van die groepen gevonden wordt.

Wanneer men dit uitvoert, leert de waarschijnlijkheidsrekening, dat de kans zeer groot is, dat er dan een verdeeling tot stand komt, die men grafisch kan voorstellen door de zoogenaamde waarschijnlijkheidskromme, die men ook de binomiale kromme noemt, omdat men ze kan verkrijgen bij ontwikkeling van de uitdrukking $(1 + 1)^n$.

Een mathematische afleiding daarvan behoort hier niet thuis, maar het is toch wel mogelijk den lezer eenigszins te doen voelen, dat iets dergelijks voor den dag *moet* komen; daarvoor zal dan een bepaald voorbeeld geheel theoretisch worden geconstrueerd.

Wij nemen als voorbeeld het suikergehalte van de stengels van het suikerriet, waarbij men dan weliswaar verschillende planten met elkaar vergelijkt, maar toch inderdaad niets anders doet dan b.v. de bladen van een boom vergelijken, omdat het suikerriet door middel van stekken wordt voortgeplant, zoodat de verschillende rietplanten te beschouwen zijn als stukken van één enkel individu.

Wij kunnen nu telkens tegenover elkaar stellen een gunstige en een ongunstige invloed ten opzichte van het suikergehalte. B.v. een gunstige factor A tegenover een ongunstige a, evenzoo B tegenover b, C tegenover c, D tegenover d en E tegenover e. Het doet er niet heel veel toe, hoe men zich die factoren denkt, maar men zou b.v. voor A een groot watergehalte van den bodem tegenover a een gering watergehalte kunnen stellen, voor B veel licht tegenover b weinig licht, C weinig boorders, die de stengels aantasten tegenover c veel boorders, D een goede grond tegenover d een slechte bodem, E weinig wind, waardoor het riet blijft staan en e veel wind, waardoor het riet gaat legeren. Ik behoef wel nauwelijks te zeggen, dat het aannemen van twee zulke uiterste condities zeer onnatuurlijk is, dat er alle mogelijke tusschenstadiën voorkomen, maar dat komt er voorloopig voor de redeneering niet op aan. Nemen wij nu verder aan, dat die verschillende factoren onafhankelijk van elkaar zijn en dat het aantal keeren, dat er een gunstige factor voorkomt even groot is, als het aantal, waarbij een ongunstige wordt aangetroffen.

Wij kunnen nu opschrijven, welke combinaties van die 5 factoren mogelijk zullen zijn; daarbij kunnen alle gunstig zijn, of één ongunstig, enz. tot alle ongunstig toe. Het volgende tabelletje geeft dit weer:

A B C D E	1	A B c d e	
A B C D e		A b C d e	
A B C d E		a B C d e	
A B c D E	5	A b c D e	
B b C D E		a B c D e	10
a B C D E		a b C D e	
A B C d e		A b c d E	
A B c D e		a B c d E	
A b C D e		a b C d E	
a B C D e		a b c D E	
A B c d E	10	a b c d E	
A b C d E		a b c D e	
a B C d E		a b C d e	5
A b c D E		a B c d e	
a B c D E		A b c d e	
a b C D E		a b c d e	1

Neemt men nu eens aan, dat ieder van de gunstige omstandigheden het suikergehalte van den stengel met 0,2 % zal doen toenemen, en ieder der ongunstige het evenzoo met 0,2 % zal doen dalen; stellen wij verder het gemiddelde suikergehalte op 12,0 %, dan zal, wanneer alles gunstig is, het suikergehalte zijn 12,0 + 5 × 0,2 dus 13,0 %; dit geval komt in de tabel hierboven 1 maal voor; zijn er vier gunstige omstandigheden en één ongunstige omstandigheid, dan stijgt het gehalte met 4 × 0,2 en het daalt met 1 × 0,2, m.a.w. het zal bedragen 12,6. Dat geval komt 5 maal voor. Zoo doorrekenende, ziet men gemakkelijk in, dat het suikergehalte 12,2 % 10 maal zal voorkomen, het gehalte 11,8 % eveneens 10 maal, 11,4 % 5 maal en 11,0 % 1 maal. Men kan dit weergeven met de kromme van fig. 134, waar op de horizontale abscissenas het suikergehalte is afgezet en daarop ordinaten zijn opgericht, die het aantal stengels met dit bepaalde suikergehalte weergeven.

Beschouwt men de cijfers 1, 5, 10, 10, 5 en 1, dan ziet men dadelijk, dat men deze verkrijgen kan door ontwikkeling van

de uitdrukking $(1 + 1)^5$ en het is nu dadelijk te begrijpen, dat men, wanneer men het aantal inwerkende factoren maar groot genoeg neemt, ten slotte moet komen tot de uitdrukking $(1 + 1)^n$, dus tot de zuivere binomiale kromme.

Het spreekt vanzelf, dat een dergelijk geval zich in de natuur wel nooit zal voordoen en dat men veel meer te maken zal hebben met gunstige en ongunstige omstandigheden, die elkaar niet volkomen in evenwicht houden en bovendien met allerlei gradaties van die omstandigheden. Men kan uitrekenen, dat er dan een kromme voor den dag moet komen met een langen staart naar

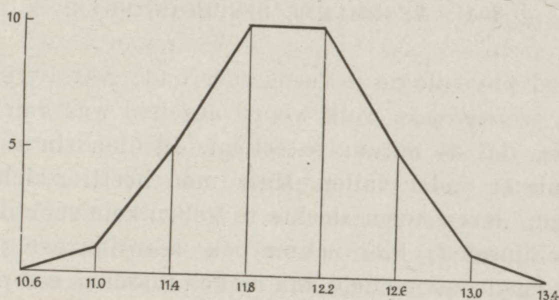


Fig. 134. Kromme, voorstellende het aantal suikerrietstengels met een bepaald suikergehalte, volgens de veronderstelling in den tekst gemaakt. Op de abscissenas is het suikergehalte afgezet in $^0/_0$, de ordinaten geven aan hoeveel stengels met dit bepaalde gehalte gevonden moeten worden.

een van de twee kanten toe; men zal echter alleen dan kans hebben dezen staart te vinden, wanneer men over een zeer groot aantal waarnemingen beschikt, anders zal ook deze kromme veel lijken op de binomiale. *Werkelijk* scheeve krommen treden pas op, wanneer de verschillende factoren, die invloed op het verschijnsel uitoefenen, niet onafhankelijk van elkaar zijn.

Vraagt men nu, welke krommen men in de natuur gewoonlijk aantreft, dan zal het antwoord pas later gegeven worden, omdat de zaak min of meer vertroebeld kan worden door erfelijkheidsvragen. Wij zullen dus een verdere bespreking uitstellen tot aan de behandeling van de voortplanting onder de physiologie.

PHYSIOLOGIE.

§ 1. Algemeene beschouwingen.

Het woord physiologie is reeds zeer oud; Aristoteles sprak al van een *physiologos*, welk woord afgeleid was van het Grieksche physis, dat de natuur beteekent. In dien zin zou dus alle natuurkennis er onder vallen. Maar men heeft er zich algemeen aan gewend, dezen term slechts te gebruiken voor de leer der levensverschijnselen; hier echter ook weer in zeer algemeenen zin, zoodat men onderscheid kan maken tusschen een physiologie van den mensch, van de dieren en van de planten. Alleen met de laatste hebben wij hier te maken, wat niet wegneemt, dat de samenhang, die er bestaat tusschen al wat leeft, het somtijds noodzakelijk zal maken, ook op de andere deelen der physiologie te wijzen en nu en dan een verband te doen zien.

Zoolang de mensch denkt, heeft hij zeker gephilosopheerd over het leven. Maar tusschen dit en een wetenschap, die opgebouwd wordt op grond van het experimenteel onderzoek is een hemelsbreed verschil; in dat opzicht is de physiologie een nieuwe wetenschap.

Het is bekend, dat in de oudheid niet veel gedaan werd aan het proefondervindelijk onderzoek. De samenvatting van de kennis van dien tijd, die door Aristoteles gegeven was, heeft de heele middeleeuwen door gegolden voor onomstootelijke waarheid en pas met het begin van den nieuweren tijd leidden renaissance en humanisme tot een nader onderzoek ook van de natuurwetenschappen. Erkend moet worden, dat men zich beperkte tot een studie van den mensch en van de levenlooze natuur. De massa der levende wezens bleek zóó groot te zijn, dat men tot niets anders tijd had dan om ze te beschrijven en te rang-

schikken en zoo is het te begrijpen, dat een plantenphysioloog in dien tijd niet tot de botanici werd gerekend, gewoonlijk dit ook van huis uit niet was. Om twee van de bekendste grondleggers der plantenphysiologie te noemen: HALES was physicus, INGENHOUSZ medicus.

Wat men in de oudheid en in de middeleeuwen van de levensverrichtingen der planten wist, was vooral een gevolg van de ervaringen, die men opgedaan had in de praktijk van land- en tuinbouw. Zoo wist men, dat wortels niet alleen voor vasthechting van de plant in den bodem dienst doen, maar dat zij ook voedsel opnemen; men kende de werking der natuurlijke meststoffen; men wist, dat bloemen vooraf gingen aan het ontstaan van zaad en vrucht, enz. Maar omtrent de functie van de bladen had men geen vermoeden; men wist van de sexualiteit der plant niets.

Nu is dat alles bij de plant ook meer verborgen dan bij de dieren en het is dus te begrijpen, dat men hier lang in het duister bleef rondtasten. Wil men eenige namen van grondvesters der plantenphysiologie weten, dan wijs ik op CAESALPINO (1583) als den grondlegger, op MALPIGHI en GREW, die, zooals vroeger reeds gezegd werd, in de 17de eeuw de inwendige struktuur der planten nader leerden kennen, op de ontdekking van de sexualiteit der planten in de tweede helft dier eeuw door CAMERARIUS, op de onderzoekingen over het voedseltransport van HALES (1727), op de ontdekking van de koolzuurassimilatie door onzen landgenoot INGENHOUSZ (omstreeks 1780). Omstreeks den aanvang van de 19de eeuw werd de bestuiving der bloemen nader onderzocht door SPRENGEL, de bewegingen der planten door KNIGHT, terwijl DUTROCHET ons de verschijnselen der turgescentie leerde kennen, en daarmee komen wij langzamerhand op het gebied van het moderne natuuronderzoek, waarvan de geschiedenis hier niet behandeld zal worden.

De methode, die bij de beoefening der plantenphysiologie gevolgd wordt, is de proefondervindelijke. Nadat men eerst waarnemingen in de natuur heeft gedaan, tracht men daarna de omstandigheden, hetzij in de natuur of in het laboratorium, zoodanig te kiezen, dat men de mogelijkheid heeft, antwoord te krijgen op bepaalde vragen, die men de natuur stelt. Om die vragen te stellen moet men beginnen met een hypothese, die volkomen geoorloofd is niet alleen, maar die noodzakelijk is, wil men

vooruit komen. Een goed natuuronderzoeker zal zich echter nooit door een dergelijke werkhypothese laten brengen tot onjuiste waarneming. Het komt er dus ook niet op aan, of het later blijkt, dat een dergelijke hypothese onjuist is, zij heeft een heuristische waarde en leidt in elk geval tot onderzoek en ontdekking van nieuwe feiten.

Zoo heeft de ontdekking van den bloedsomloop door HARVEY tot de hypothese geleid, dat ook bij de planten iets dergelijks zou voorkomen. Een onderzoek van jaren heeft geleerd, dat deze veronderstelling niet juist was, maar ondertusschen werden een groot aantal nieuwe verschijnselen ontdekt ten gevolge van deze onderzoekingen.

De hier gevolgde weg is eigenlijk de algemeen gebruikelijke: men gaat uit van den mensch, bij wien de levensverschijnselen het best bekend schijnen te zijn en vandaar verder redeneerende, past men de waargenomen verschijnselen ten slotte ook toe op de planten.

Eenige algemeene opmerkingen omtrent de wijze van proefneming in de plantenphysiologie moeten hier vooraf gaan. Het schijnt eenvoudig, door de zaak zoo voor te stellen, alsof men bij een onderzoek naar den invloed van den een of anderen factor op een levensproces niets anders te doen heeft dan alle overige factoren constant te houden en slechts dezen eenen factor te laten wisselen, om spoedig tot een beantwoording van de gestelde vraag te komen. Men moet echter rekening houden met de mogelijkheid, dat een van die andere factoren als *beperkende factor* zal gaan werken.

Een voorbeeld kan duidelijk maken, wat men daaronder bedoelt. Stel, dat men den invloed van de een of andere meststof op een plant onderzoekt, dan moet men er voor zorgen, dat de beschikbare hoeveelheid water niet de rol van beperkenden factor gaat spelen. Iedereen weet, dat men planten klein kan houden, wanneer men ze in een pot met te weinig water kweekt en nu is het te begrijpen, dat een toevoeging van welke hoeveelheden meststof ook, toch die planten niet tot verdere ontwikkeling zal brengen, wanneer de hoeveelheid water onvoldoende is.

Men kan dit grafisch voorstellen op de wijze van fig. 135. Op de X-as zijn hier afgezet de hoeveelheden meststof en als ordinaten

werden gebruikt de ontwikkeling van de plant bij die bepaalde bemesting. Men ziet nu een stijgende lijn, tot er bij A een stilstand komt in de stijging, zoodat de lijn AB verder horizontaal gaat loopen; dat wijst op het voorkomen van den een of anderen beperkenden factor. Laat die factor hier de beschikbare hoeveelheid water zijn, dan zal de lijn weer gaan stijgen, wanneer nu meer water wordt gegeven, om dan na eenigen tijd b.v. bij C

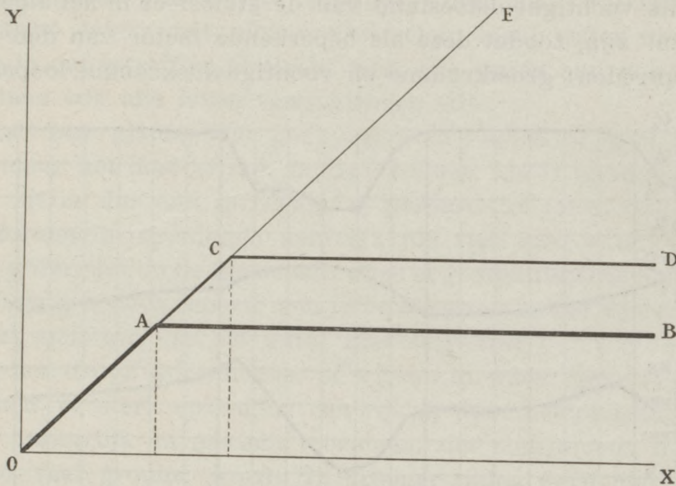


Fig. 135. Schema ter verduidelijking van de leer der beperkende factoren. Wanneer b.v. op de X-as de hoeveelheid voedsel is afgezet, terwijl de ordinaten de grootte van de ontwikkeling van de plant weergeven, dan zal die ontwikkeling rechtlijnig stijgen bij toenemende hoeveelheden voedsel volgens OA. Is dan echter de hoeveelheid beschikbaar water beperkt, dan zal een grootere hoeveelheid voedsel geen werking uitoefenen, zoodat de lijn zich verder evenwijdig aan de as voortzet, volgens AB. Geeft men iets meer water, dan zal de lijn voorbij A verder stijgen b.v. tot C, om vervolgens weer in CD evenwijdig aan de X-as te verloopen. Alleen, wanneer noch het water, noch eenig andere factor beperkend werken, zal de lijn stijgen volgens OE.

opnieuw horizontaal te gaan loopen volgens CD; een verdere toevoeging van water zal opnieuw stijging van de lijn ten gevolge hebben, enz.

Terwijl dit geval theoretisch was, kan het hier geïllustreerd worden door een voorbeeld in de natuur waargenomen, namelijk op Ceylon, waar de groei van bamboestengels overdag en 's nachts gemeten werd. Daarnevens werden de temperatuur en de vochtigheidstoestand van de atmosfeer bepaald.

De resultaten van die waarnemingen zijn neergelegd in de krommen van fig. 136. Het blijkt nu, dat de groei overdag min of meer evenwijdig loopt met de kromme, die den vochtigheidstoestand aangeeft, terwijl daarentegen 's nachts overeenstemming bestaat met de temperatuurkromme. Een nadere overweging zal duidelijk maken, waarom dit zoo is.

Overdag is de temperatuur voortdurend hoog, terwijl daarentegen de vochtigheidstoestand van de atmosfeer in het algemeen laag zal zijn, zoodat deze als beperkende factor van den groei gaat optreden: groeikromme en vochtigheidskromme loopen dus

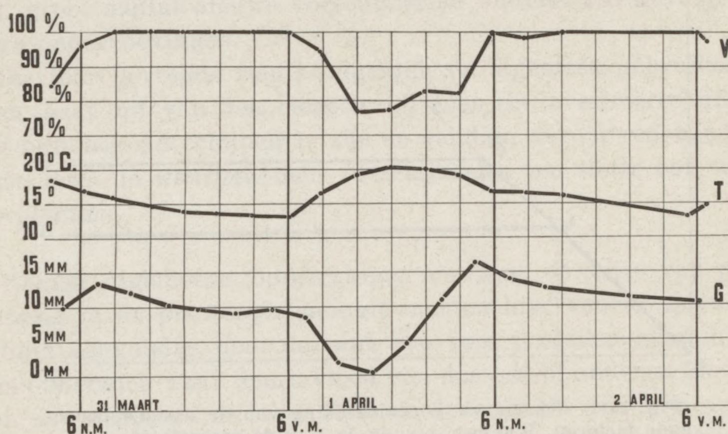


Fig. 136. Schematische voorstelling van den groei van een bamboestengel op Ceylon gedurende twee nachten en één dag (G); T temperatuurkromme; V vochtigheidtoestand van de atmosfeer. Op de abscissenas zijn de uren aangegeven Volgens LOCK.

min of meer parallel. Daarentegen is 's nachts de lucht op Ceylon vrij wel met waterdamp verzadigd en nu is de temperatuur lager, zoodat deze als beperkende factor gaat werken.

In de volgende §§ zullen nu achtereenvolgens eenige algemeene eigenschappen van de levende substantie behandeld worden, bij welke behandeling wij ons dan natuurlijk beperken tot planten. Daarna zullen de hoofdlevensverrichtingen de revue passeeren, eerst in de § 6—§ 24 de voeding, daarna van § 25—§ 27 de ademhaling, vervolgens in § 28—§ 31 de groei, in § 32—§ 41 de bewegingsverschijnselen en eindelijk de voortplanting in § 42—§ 57. Het is wel haast onnoodig hier op

te merken, dat die scheiding van de behandeling kunstmatig is en dat er dus herhaaldelijk bij de bespreking op een naburig terrein zal moeten worden overgegrepen.

§ 2. Imbibitie.

Het protoplasma, de celwanden enz. vormen een innig mengsel van vaste stof met water; somtijds vindt men waterrijke en waterarme lagen met elkaar afwisselen, maar water wordt er steeds in aangetroffen. Onttrekt men alle water aan een plant, dan staan ook alle levensverrichtingen stil.

Wordt een plantendeel gedroogd, dan blijven er geen holten over, maar het deel krimpt in; het volume wordt kleiner en het water zit er dus niet in zooals bij poreuse lichamen, waar men gepreformeerde openingen aantreft, die zich met water vullen. Het water, dat op de genoemde wijze in georganiseerde lichamen wordt aangetroffen, noemt men *imbibitiewater* en het verschijnsel van het opnemen van dit water heet *imbibitie.*

Worden droge korstmossen of wieren in water gebracht, dan ziet men ze sterk opzwellen; terwijl zij door het opnemen van water natuurlijk in gewicht toenemen, ziet men tevens, dat het volume veel grooter wordt. In vroeger tijden werd hiervan in de geneeskunde gebruik gemaakt, wanneer men buizen van het menschelijk lichaam wilde verwijden, door daarin een drogen steel van een zeewier *(Laminaria)* aan te brengen en dan af te wachten tot dit zich imbibeerde; daarbij zwol het zoodanig op, dat de buis noodzakelijkerwijze ook verwijd werd.

Ditzelfde vermogen komt ook toe aan niet-georganiseerde lichamen, mits zij een colloidale struktuur bezitten; men ziet het dus o.a. bij lijm, gom, geleiachtig kiezelzuur, enz.

Inderdaad blijken dan ook zoowel celwanden als het protoplasma colloiden te zijn en aan die eigenaardigheid danken zij een aantal van hun meest karakteristieke eigenschappen.

Het is bekend, dat men door vergelijking met gelatine en met oplossingen er toe gekomen is, de colloiden te verdeelen in *gels* en *sols* en bij de laatste weer onderscheid te maken tusschen *suspensoiden* en *emulsoiden.* Het verschil zoekt men thans in den toestand, waarin zich de twee phasen bevinden, die het colloid opbouwen. Is de continue phase vast en de disperse vloeibaar,

dan spreekt men van een gel; is de eerste vloeibaar en de tweede vast, dan gebruikt men den term supensoid, en is de disperse phase vast, maar zoo, dat elk deeltje omgeven is door een vloeistofmantel, dan spreekt men van een emulsoid. Men kan nu celwanden, zetmeelkorrels enz. tot de gels rekenen. Wat het protoplasma betreft, is het moeilijker een oordeel uit te spreken; men meent, dat dit meestal emulsoid van natuur is, maar toch is het de vraag, of ditzelfde ook geldt voor de buitenlaag en den vacuolenwand, nog gezwegen van die rusttoestanden, waar het protoplasma tot een taaie zelfstandigheid is geworden.

De colloidale struktuur kan blijvend vernietigd worden, wanneer men hetzij te veel water onttrekt, of te veel water laat opnemen. Het eerste kan men b.v. zien, wanneer men zetmeelkorrels en celwanden te ver laat indrogen. Er ontstaan dan barsten en scheuren, die niet meer geheel teruggaan, wanneer de deelen daarna weer in water gebracht worden. Het tweede ziet men bij protoplasma, dat men in water brengt en dat daarbij zijn struktuur geheel verliest, opzwelt en een schuimachtig uiterlijk verkrijgt. Wil men dus cellen in levenden toestand onderzoeken, dan mag men ze nooit in water leggen, maar men moet de een of andere oplossing kiezen, b.v. van suiker. Het spreekt wel haast van zelf, dat die oplossing niet altijd dezelfde samenstelling kan hebben, maar toch heeft de ervaring geleerd, dat men het beste af is met een 5 $^0/_0$ oplossing; men heeft dan een vloeistof, die in vele gevallen goede diensten doet.

Bij dit alles moet opgemerkt worden, dat er planten zijn, die veel meer uitdroging kunnen verdragen dan andere, of die veel meer water kunnen opnemen. Van het eerste vindt men o.a. voorbeelden bij de korstmossen of *Lichenen*, die als epiphyten op de stammen van onze boomen leven, of die op droge heidevelden als rendiermos worden aangetroffen.

De uiterst fijne verdeeling van de disperse phase bij een colloid is aanleiding, dat het oppervlak ervan enorm vergroot is en dientengevolge zal er ook een sterke toename van de oppervlakte-energie, electrische energie enz. waarneembaar zijn, iets wat voor de levensprocessen van zeer groot gewicht is.

Bij imbibitie van georganiseerde lichamen vindt dus voluumvergrooting plaats en daarmee gaat gepaard de afgifte van energie naar buiten. Men kan zulke zich imbibeerende voor-

werpen dus arbeid laten verrichten; dit geschiedt b.v. wanneer men een schedel met droge erwten opvult en er daarna water in giet, waarbij men op deze wijze den schedel tot barsten kan brengen en zoo de afzonderlijke schedelbeenderen los kan prepareeren.

Maar die energie kan zich ook uiten in den vorm van warmte. Wordt luchtdroog zetmeel in een gelijk volume water gebracht, dan kan men een temperatuursverhooging constateeren van ± 3° C.; is het zetmeel eerst bij 100° C. volkomen van zijn imbibitiewater beroofd, dan kan de temperatuurstijging zelfs 10° C. bedragen. Het spreekt wel haast van zelf, dat dus ook de eerste deelen water gretiger worden opgenomen dan de latere, terwijl er omgekeerd weer toevoer van energie noodig is, om het imbibitiewater te verwijderen en wel des te meer, naarmate het er om gaat, ook de laatste sporen daarvan te doen verdwijnen. Men moet een plant, waarvan men de droge stof wil bepalen, dan ook drogen bij een temperatuur van 105° C.

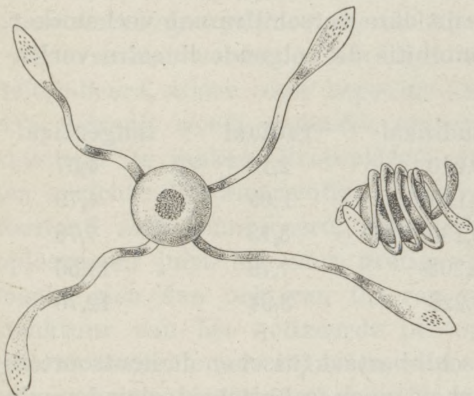


Fig. 137. Spore van Equisetum arvense in drogen toestand met uitgespreide elateren; rechts daarvan een spore, waarvan de elateren zich na imbibitie met water om de spore heen gekromd hebben.

Er bestaan plantendeelen, die niet aan alle kanten even sterk imbibeeren. Dat kunnen de kanten van een celwand zijn, zooals men dit aantreft bij de sporen der paardestaarten (*Equisetum*). Deze sporen bezitten een celwand, waarvan de buitenste laag in vier reepen splijt en losraakt, met uitzondering van een enkel punt, waar deze zoogenaamde *elateren* aan de spore blijven vastzitten (zie fig. 137). Die elateren zijn in drogen toestand uitgespreid, maar na bevochtiging krullen zij zich op, omdat zij aan den buitenkant sterker imbibeeren dan aan de binnenzijde.

Datzelfde verschijnsel kan men ook bij geheele organen zien. Ieder kent het bij de dennenkegels, die in drogen toestand hun

schubben geopend hebben staan, terwijl zij in vochtigen toestand gesloten zijn. Datzelfde kan men in vele gevallen waarnemen, b.v. bij stroobloemen (bloemhoofdjes van *Compositen*), bij tal van droge vruchten, en o.a. ook bij de deelvruchtjes van de reigersbek, die kurketrekkervormig opgewonden zijn en die zich in vochtigen toestand ontwinden.

Zeer zelden is de imbibitie in de verschillende richtingen van de ruimte gelijk, meestal is het verschijnsel min of meer polair. Wanneer men b.v. een stuk thallus van een *Laminaria* onderzoekt, zal blijken, dat bij imbibitie de verlenging in de lengterichting bedraagt 50 $^0/_0$, in de breedte 65 $^0/_0$, in de dikte zelfs 140 $^0/_0$. In andere gevallen zijn deze verschillen nog veel sterker, zoo b.v. bij hout, dat bij imbibitie de volgende lineaire verlenging doet zien:

	longitudinaal	radiaal	tangentiaal
ebbenhout . . .	0,010	2,13	4,07
mahoniehout . .	0,110	1,09	1,79
eikenhout	0,130	3,13	7,78
lindenhout . . .	0,208	7,79	11,50
perenhout	0,228	3,94	12,70

Men ziet, dat er nogal verschil bestaat tusschen de houtsoorten; dat hiermede hun bruikbaarheid voor technische doeleinden min of meer samenhangt, laat zich wel begrijpen. Ten gevolge van die verschillende mate van imbibitie in de verschillende richtingen van de ruimte, ziet men soms planken kromtrekken in de breedte, of dunne houtschijven bij uitdroging splijten, welk verschijnsel dan bij opname van water weer teruggaat.

Bij bastvezels is het verschil nog geaccentueerder, zoodat zij zich bij imbibitie in de lengterichting ongeveer niet verlengen; vandaar de verkorting van touwen (die uit ineengewonden bundels van dergelijke bastvezels bestaan) in water. De richting van de geringste verlenging ligt bij sommige cellen in een spiraallijn, die om de vezels heenloopt. Ten gevolge hiervan tordeeren zulke cellen in water, zooals men dit o.a. bij katoenvezels kan zien. Wanneer dergelijke vezels met *polaire imbibitie* tot bundels vereenigd zijn, kan dientengevolge het geheele orgaan bij bevochtiging of bij uitdroging een torsie uitvoeren. Men neemt dit b.v. waar bij de stelen van de sporangiën van een mos,

Funaria hygrometrica, dat veel op muren wordt aangetroffen, of bij de vruchtnaalden van *Stipa pennata* en *Avena sterilis*. Deze deelen worden daarom wel eens als hygrometers gebruikt.

Ook oplossingen van verschillende stoffen in water kunnen opgenomen worden, hoewel dikwijls niet in dezelfde samenstelling, waarin zij aangeboden worden. In het algemeen worden zuren en alkaliën sterker geïmbibeerd dan water, indifferente organische stoffen en neutrale zouten minder. Men maakt hiervan gebruik om den laagsgewijzen bouw van zetmeelkorrels zichtbaar te maken, door ze in die gevallen, waar de lagen in water niet of nauwelijks te zien zijn, met een verdunde oplossing van kalium- of natriumhydroxyde te behandelen.

Kleurstoffen worden in het algemeen minder sterk dan water geïmbibeerd, alleen soms bepaalde kleurstoffen sterker, waarvan dan gebruik wordt gemaakt, om sommige weefsels duidelijker zichtbaar te maken. Protoplasma gedraagt zich zeer bizonder ten opzichte van kleurstoffen; deze worden namelijk in levenden toestand niet geïmbibeerd, terwijl dood protoplasma kleurstof-oplossingen juist bizonder gretig opneemt. Zooals bekend is, maakt men dan ook van tal van kleurstoffen gebruik, om de struktuur van het gefixeerde protoplasma te bestudeeren. De colloidchemische verschijnselen, waarop deze kleuringen berusten, zijn nog zeer onvolledig bekend.

Vloeistoffen, die niet mengbaar zijn met water, kunnen georganiseerde deelen niet imbibeeren, tenzij men een kunstgreep toepast en tusschenvloeistoffen bezigt, die zoowel met water als met de andere vloeistof mengbaar zijn; hiervan wordt in de mikroskopische techniek dikwijls gebruik gemaakt. Zoo b.v. wanneer het geldt een plantendeel geheel te doordringen met paraffine, om het met behulp van een mikrotoom in fijne doorsneden te verdeelen. Men brengt het deel dan van water over in alcohol; wanneer het hiermede geheel geïmbibeerd is, kan men het overbrengen in chloroform of terpentijnolie, vandaar in een oplossing van paraffine in laatstgenoemde stof en eindelijk in gesmolten paraffine.

§ 3. Diffusie in de plant.

Wanneer twee vloeistoffen zich laten mengen, kan er *diffusie* plaats hebben; men kan b.v. onder in een cilinderglas glycerine

gieten en daarop water. Het blijkt dan, dat er langzamerhand deeltjes van de glycerine naar het water gaan en omgekeerd, zoodat er, wanneer men maar lang genoeg wacht, ten slotte een vloeistof zal ontstaan zijn, die overal dezelfde samenstelling heeft.

Maar er moet bij gezegd worden, wanneer men lang genoeg wacht; want diffusie gaat in het algemeen uiterst langzaam, zoo langzaam, dat b.v. het denkbeeld van stoftransport uitsluitend door diffusie buitengesloten is. Ik herinner er verder aan, dat de snelheid van de diffusie afhankelijk is van het verschil in concentratie van de beide vloeïstoffen, van de temperatuur en van den aard van de opgeloste stof.

In de plant speelt nu deze zoogenaamde *hydrodiffusie* geen rol van beteekenis, tenzij voor menging in het celvocht; daarentegen is van veel grooter beteekenis de *membraandiffusie,* die plaats heeft, wanneer twee vloeistoffen door een vlies van elkaar gescheiden zijn. Voorwaarde daarvoor is, dat de membraan geïmbibeerd kan worden met beide vloeistoffen en de snelheid van doorgang zal ook weer afhangen van de mate van imbibitie. Wanneer men b.v. diffusie heeft van water en alcohol en men gebruikt als membraan perkamentpapier, dan gaat er meer water dan alcohol door; neemt men daarentegen caoutchouc, dan diffundeert de alcohol sneller dan het water.

Wil men weten, of een plantenweefsel gemakkelijk stoffen naar buiten laat diffundeeren, dan kan men b.v. gebruik maken van roode bieten. Snijdt men hier een stukje uit, wascht den inhoud van de aangesneden cellen weg en legt dit nu in water, dan zal men zien, dat er (ten minste in den eersten tijd) geen kleurstof naar buiten diffundeert. Het water wordt niet rood gekleurd en een analyse leert, dat er ook geen saccharose in terecht komt. Op dezelfde wijze te werk gaande met stukjes ui, kan men laten zien, dat er geen glucose naar buiten diffundeert; evenzoo met bladstelen van *Begonia's,* dat er geen oxaalzuur in de omringende vloeistof terecht komt.

Wanneer men echter de zooeven genoemde voorwerpen, voordat men ze in het water legde, gedood had, door ze b.v. even te verwarmen op een temperatuur, die boven de temperatuurgrens van het leven ligt, zou men een geheel ander resultaat verkregen hebben. Dan toch zouden de genoemde stoffen wel in het omringende water terecht zijn gekomen, zoodat wij de

gevolgtrekking maken, dat er in levende weefsels vliezen moeten zijn, die niet of moeilijk permeabel zijn voor opgeloste stoffen, welker permeabiliteit met den dood verandert.

Wij hebben bij de bespreking der imbibitie gezien, dat water doodend op protoplasma inwerkt en het is dus te verwachten, dat dergelijke stukjes van weefsels, die in water liggen, op den duur sterven zullen; daarom werd boven de restrictie gemaakt, dat de proef niet te lang mocht worden voortgezet.

Wil men nu iets meer te weten komen omtrent de vraag, waar de membranen te vinden zijn, die opgeloste stoffen zoo moeilijk doorlaten, dan moet men bij de proeven zijn toevlucht nemen tot mikroskopische preparaten. Men kan daarvoor b.v. gebruik maken van de opperhuid van den onderkant van het blad van *Tradescantia* (of *Rhoeo*) *discolor*, een plant, die op Java op alle inlandsche kerkhoven gekweekt wordt en die zich onderscheidt door de paars-roode kleur van den onderkant der bladen. Deze roode kleurstof is in opgelosten toestand in het celvocht van de cellen van de opperhuid te vinden.

Nu zullen wij in een volgende § zien, dat men met behulp van een salpeteroplossing het protoplasma zich kan laten terug trekken van den wand, zoodat er een ruimte tusschen celwand en protoplast overblijft. Deze ruimte blijft kleurloos zoolang de cel leeft; maar zoodra het protoplasma sterft, ziet men de paarse kleurstof van het celvocht naar buiten diffundeeren. M.a.w. levend protoplasma is impermeabel voor kleurstoffen, terwijl die stoffen in waterige oplossing er gemakkelijk doorheen gaan, wanneer het dood is. Wanneer men de oplossing van salpeter, waarmee men de terugtrekking van het protoplasma, de zoogenaamde *plasmolyse,* heeft laten plaats hebben, vooraf gekleurd heeft met een onschadelijke kleurstof, zooals eosine, dan blijkt de vloeistof, die zich tusschen celwand en protoplast bevindt, gekleurd te zijn door de eosine, ook terwijl de cellen nog levend zijn; of m.a.w. de celwand van een levende cel is *wel* permeabel voor opgeloste kleurstoffen.

Men mag dit resultaat generaliseeren en zeggen, dat in het algemeen de celwand permeabel is, zoowel voor water als voor de stoffen, die er in opgelost zijn, terwijl daarentegen het protoplasma in levenden toestand alleen het water doorlaat, maar niet de opgeloste stof. Bij den dood verdwijnt echter die *semipermeabiliteit.*

Het spreekt wel haast van zelf, dat de semipermeabiliteit niet absoluut kan zijn, want men vindt toch in het celvocht een oplossing van een aantal stoffen, die er op de een of andere wijze in terecht moeten gekomen zijn. Er bestaan overigens methoden, die ons iets omtrent die permeabiliteit leeren, in het bizonder de methode der plasmolyse, die in de volgende § uitvoeriger besproken zal worden. Maar men heeft ook kunnen aantoonen, dat waterplanten, die men kweekt in een uiterst verdunde oplossing van methyleenblauw in water (0,0008 $^0/_0$), in 24 uur reeds zooveel kleurstof hebben opgenomen, dat het celvocht duidelijk blauw is gekleurd, terwijl toch de cel onmiskenbare teekenen van leven geeft, daar de protoplasmastrooming blijft bestaan.

Men heeft zich natuurlijk ook afgevraagd, of het geheele protoplasma die bizondere eigenschappen van permeabiliteit bezit, dan wel of deze alleen aan een bizondere laag daarvan eigen zouden zijn. Uit redeneering is gebleken, dat in elk geval de tonoplast die eigenschappen moet bezitten. Vooreerst toch ziet men in cellen met gekleurd celvocht het protoplasma ongekleurd, terwijl dit zeer sterk kleurstoffen absorbeert, zoodra die er mee in aanraking kunnen komen. In de tweede plaats zijn er cellen, die vrij oxaalzuur of zure oxalaten bevatten in het celvocht en waar de chloroplasten fraai groen gekleurd zijn, terwijl dat oxaalzuur op chlorophyl een bruinmakenden invloed heeft, zooals na den dood van de cel blijkt. Daar moet dus in de levende cel een of andere verhindering zijn geweest, die maakte, dat het celvocht niet bij de bladgroenkorrels kon komen.

Men kan zich ook afvragen, waardoor die semipermeabiliteit wordt teweeg gebracht. Op die vraag is nog geen afdoend antwoord gekomen. Wel heeft men herhaaldelijk beproefd deze vraag op te lossen, maar nog niet met volledig succes, zoodat de onderzoekers nog zeer hierover strijden.

Het is dan ook niet gewenscht er hier uitvoerig op in te gaan. Ik wil alleen vermelden, dat OVERTON op grond van proeven, waarin hij zag, dat de permeabiliteit toeneemt door toevoeging van stoffen, die alle oplosbaar zouden zijn in vet of oplosmiddel zouden zijn van vet, tot de theorie kwam, dat de plasmamembraan zou bestaan uit stoffen, die hetzij vetachtig van natuur of daarmee verwant zijn, zooals lecithine, stoffen, door hem samen-

gevat onder den naam *lipoiden*. Hoeveel gerucht deze theorie ook gemaakt moge hebben, er is geen sprake van, dat OVERTON of een van zijn volgers het bewijs er voor geleverd heeft; er zijn integendeel een aantal stoffen gevonden, die zich niet gedragen, zooals het geval zou moeten zijn, wanneer de lipoidentheorie van OVERTON juist ware.

Anderen meenen, dat de plasmamembraan zou werken als een ultrafilter, maar zoolang onze colloidchemische kennis van die plasmamembraan nog zoo onvolledig is als op het oogenblik, lijkt het beter er in een beknopt leerboek niet verder over te spreken.

§ 4. OSMOSE EN TURGOR.

Wij beginnen de bespreking van deze § met de behandeling van het toestelletje, dat in fig. 138 is afgebeeld, het zoogenaamde *celletje* van PFEFFER. Dit bestaat uit een poreus potje, waaraan een glazen buis met T-stuk verbonden is, terwijl de zij-arm van dit T-stuk in verbinding staat met een manometer. Wanneer het geheele toestelletje gevuld is met vloeistof, bestaat dus de mogelijkheid, de drukking daarbinnen op den manometer af te lezen.

Wij stellen ons nu voor, dat het poreuse potje, voordat de proef begint, een behandeling heeft ondergaan, waardoor er een vlies tegen aangebracht is (of wil men liever in de poriën van het potje is ingelegd) van het onoplosbare ferrocyaankoper $Cu_2Fe(CN)_6$. Men kan zich dan de zaak zoo denken, alsof hier alleen een membraan van deze stof aanwezig was, daar het poreuse potje eigenlijk slechts als steun dient. Dit ferrocyaankoper is permeabel voor water, maar niet voor de daarin opgeloste stoffen, is dus semipermeabel.

Vult men nu het celletje van PFEFFER met een suikeroplossing en zet men het in een glas met water, dan zal men zien, dat het volume daarbinnen toeneemt; er treedt water naar binnen en daarmede neemt de druk toe, totdat er een evenwichtstoestand bereikt is (mits de temperatuur constant gehouden wordt). Binnen in dat celletje bestaat dus een zekere *osmotische druk*, waarvan de grootte afgelezen kan worden met behulp van den manometer. In verdunde oplossingen blijkt die osmotische druk evenredig te zijn met het aantal in de oplossing aanwezige moleculen, onafhankelijk van den aard van deze moleculen; alleen wanneer

die moleculen electrolytisch gedissocieerd zijn, is de osmotische druk evenredig met het aantal in de vloeistof aanwezige ionen.

Brengt men buiten het celletje niet water, maar de een of andere oplossing in water, zeggen wij voor de eenvoudigheid ook een suikeroplossing, dan zal een osmotische druk door den

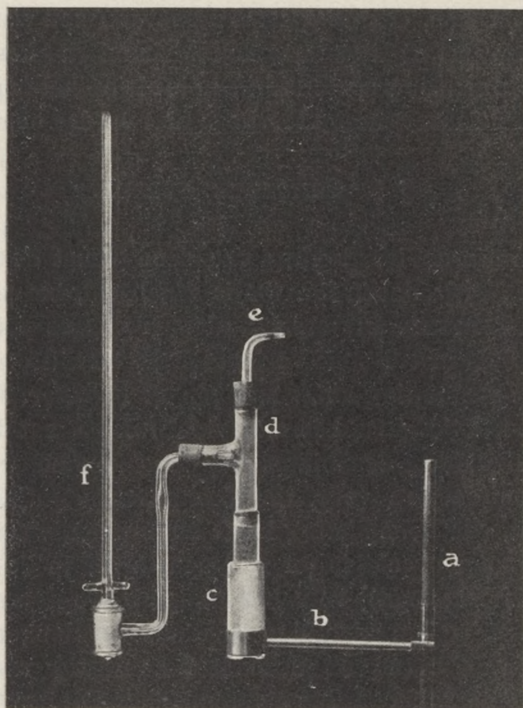


Fig. 138. Celletje van Pfeffer. Aan het statief *a* is een klem bevestigd (*b*), die het poreuse potje *c* draagt, waarboven de T-vormige buis *d* zit, van boven gesloten met een kurk en het buisje *e*, dat toegesmolten kan worden. Zijdelings aan *d* zit een gesloten kwikmanometer *f*.

manometer aangegeven worden als gevolg van het verschil in moleculaire concentratie der beide vloeistoffen. Neemt men buiten een oplossing, die sterker geconcentreerd is dan die binnen, dan zal er dus water aan het celletje onttrokken worden. Beter is het nog, hier niet te spreken van concentratie, want men kan daarbuiten elke willekeurige vloeistof brengen, die ten opzichte

van water een zekeren osmotischen druk bezit. Hebben de beide vloeistoffen denzelfden osmotischen druk, zijn zij *isosmotisch* of *isotonisch*, dan gebeurt er niets (of liever er gaan evenveel moleculen water naar binnen als naar buiten), is de buitenste *hypertonisch* (dus bezit die een sterker osmotischen druk), dan wordt er water aan het celletje onttrokken, terwijl, wanneer de buitenste vloeistof *hypotonisch* is (dus een kleineren osmotischen druk bezit dan de vloeistof binnen) er water aan de buitenste onttrokken wordt en in het celletje treedt.

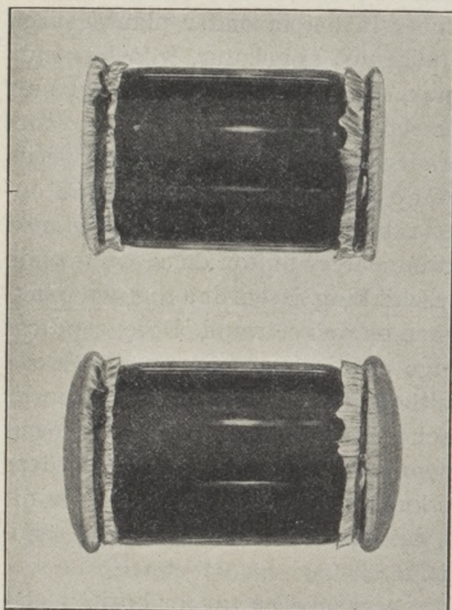


Fig. 139. Boven glazen buis, gesloten met twee blazen en gevuld met een sterke suikeroplossing; daaronder dezelfde buis, nadat deze 24 uur in water gelegen had. Ten gevolge van de osmose zijn de beide blazen nu gespannen.

Gebruikt men voor dergelijke proeven een vlies, dat niet alleen het oplosmiddel, maar ook de opgeloste stof min of meer doorlaat, dan spreekt het van zelf, dat men deze *osmose* niet zuiver kan zien, maar dat zij vertroebeld wordt door de membraandiffusie. Een gewone osmometer, waarbij een glazen vat gesloten wordt met een dierlijke membraan en waarbij binnen die membraan de een of andere oplossing in water, daarbuiten water gebracht wordt, geeft dus een zeer verward beeld van de osmotische verschijnselen. Toch kan men ook op die wijze doen zien, dat hier aanzienlijke drukkingen ontwikkeld worden.

Wanneer men namelijk een glazen ring sluit met twee varkensblazen, nadat men er een sterke suikeroplossing in heeft gedaan, en dit toestel dan in een bak met water legt, zal de osmose sneller gaan dan de diffusie naar buiten, ten gevolge waarvan daarbinnen een aanzienlijke spanning optreedt, zoodat de dierlijke blazen naar buiten bol gaan staan (fig. 139); het spreekt

wel van zelf, dat de proef niet te lang mag duren, omdat anders de suiker naar buiten zal gediffundeerd zijn.

De laatstgenoemde proef brengt ons vanzelf tot de toestanden in de levende cel. Daar heeft men te maken met een protoplast, die semipermeabel is, die water gemakkelijk, maar de daarin opgeloste stoffen niet of moeilijk doorlaat, en daarbinnen met een celvocht, dat bestaat uit een waterige oplossing van suikers, in de eerste plaats d-glucose, en K-zouten van bepaalde organische zuren, die men daarom meer in het bizonder plantenzuren noemt. Het zijn vooral barnsteenzuur, appelzuur, wijnsteenzuur en citroenzuur, een enkele maal ook oxaalzuur, hoewel dat meer gebonden aan calcium voorkomt en dan uitgekristalliseerd, zooals wij reeds in § 5 van de Morphologie zagen. Deze oplossing zal een zekeren osmotischen druk kunnen uitoefenen, wanneer er buiten de cel voldoende water ter beschikking is en dan dus een drukking uitoefenen op den celwand. Deze wand zal dientengevolge elastisch gespannen zijn en een tegendruk uitoefenen; de spanning nu, die er bestaat tusschen celwand en celinhoud, noemt men den *turgor* van de cel. In fig. 139 is deze turgor dus kunstmatig nagemaakt, onder dit voorbehoud, dat de membraan daar niet semipermeabel is.



Fig. 140. Gewone plasmolyse van een draad van Spirogyra, liggende in een 4 % KNO_3-oplossing. Vergr. 250.

Een cel, die een zekeren turgor bezit, noemt men *turgescent*. Stel nu, dat men zulk een turgescente cel legt in een andere vloeistof, dan zal hetzelfde gebeuren als in de bovengenoemde proef met het celletje van Pfeffer. Is de omringende vloeistof water, dan zal er zooveel opgenomen worden, totdat de osmotische druk van het celvocht evenwicht maakt met de elastische spanning van den celwand. Bij deze redeneering wordt de zwellingsdruk van het geïmbibeerde protoplasma verwaarloosd; dit mag wel gebeuren, daar die zeker klein is.

Brengt men buiten de cel een oplossing van osmotisch werkzame stoffen, dan zal het van de verhouding tusschen den osmotischen druk binnen en buiten afhangen, wat er gebeurt. De vloeistof buiten kan zóó geconcentreerd zijn, dat de geheele

spanning van den wand opgeheven en zelfs het volume van den protoplast nog kleiner wordt, waardoor deze de ruimte binnen den celwand niet meer geheel kan vullen, zoodat het protoplasma zich gaat losmaken van den wand; er treedt dan in wat wij in de vorige § reeds even genoemd hebben: *plasmolyse.*

Fig. 140 geeft een denkbeeld van de wijze, waarop die plasmolyse geschiedt. Een draad van *Spirogyra* is in een 4 % KNO_3-oplossing gebracht; de spanning van den celwand is nu verdwenen en bovendien is het volume van het celvocht kleiner geworden. Ten gevolge daarvan heeft het protoplasma zich losgemaakt van den celwand; er is plasmolyse ingetreden, die er ten slotte toe gevoerd heeft, dat de protoplast als een kleine bol binnen den celwand gelegen is.

Noemt men de oplossing, die isotonisch is met het celvocht, de *osmotische waarde* van een cel, dan is die waarde het grootst bij den sterksten graad van plasmolyse; de waarde neemt af, naarmate het volume van den protoplast toeneemt. Zoodra de protoplast weer een drukking gaat uitoefenen, wordt met het toenemen van den turgor, die waarde kleiner, totdat het punt bereikt is, waarop de spanning van den celwand volkomen evenwicht maakt met den osmotischen druk van het celvocht.

Met behulp van de plasmolytische methode kan men nu den osmotischen druk bepalen van een cel, waarvan de celwand volkomen ontspannen is. Daarvoor wordt de cel in oplossingen van verschillende sterkte gebracht en nagegaan, in welke oplossing juist het eerste begin van plasmolyse zichtbaar wordt en in welke dit nog juist niet het geval is; daartusschen ligt dan de *plasmolytische grensconcentratie.* Niet steeds zal dit even eenvoudig te zien zijn, maar Hugo de Vries heeft ons bekend gemaakt met een object, dat voor dergelijke proeven bij uitstek geschikt is te achten, namelijk de vroeger reeds genoemde opperhuid van den onderkant der bladen van *Tradescantia discolor.* Vooral wanneer men de epidermis op de middelnerf aan het basale deel van het blad bezigt, krijgt men te doen met cellen, waarvan de osmotische druk overal vrij wel gelijk is.

Daardoor wordt het mogelijk den osmotischen druk van verschillende vloeistoffen, waarmee men plasmolyseert, met elkaar te vergelijken. Hugo de Vries is, op die wijze te werk gaande, tot eenige empirische cijfers gekomen, die gemakkelijk bruikbaar

zijn, wanneer men den osmotischen druk van een verdunde oplossing wil berekenen. Deze cijfers, die alleen bij benadering juist zijn, daar de graad van dissociatie van een vloeistof afhankelijk is van de concentratie, worden genoemd *isotonische coëfficienten*. Zij geven aan den osmotischen druk van 1 molecuul van een stof in verdunde waterige oplossing ten opzichte van water, wanneer men KNO_3 gelijk 3 stelt:

organische metaalvrije verbindingen	2
alkalizouten met 1 atoom metaal	3
alkalizouten met 2 atomen metaal	4
alkalizouten met 3 atomen metaal	5
aardalkalizouten met 1 zuurgroep	2
aardalkalizouten met 2 zuurgroepen	4

Het is mogelijk geweest om, met behulp van de plasmolytische methode, moleculairgewichten te bepalen. Kent men de concentratie van de plasmolyseerende vloeistof en den isotonischen coëfficient, dan kan men immers daaruit het moleculairgewicht berekenen; dit is o.a. geschied bij raffinose. Het spreekt wel van zelf, dat men dit alleen doen kan, wanneer de stof, die men in handen heeft, niet schadelijk op het protoplasma inwerkt.

In het algemeen is in het voorgaande stilzwijgend verondersteld, dat de plasmolyseerende oplossing niet door het protoplasma naar binnen kan gaan (men spreekt wel van *permeëeren*). Gebruikt men voor de plasmolyse een oplossing van ureum of verdunde glycerine, dan blijkt, dat deze zeer snel binnen het celvocht terecht komen; ten gevolge daarvan vermindert het verschil tusschen de binnen- en de buitenvloeistof en de plasmolyse gaat spoedig terug, zoo die al is opgetreden.

In het algemeen is de plasmolytische methode op deze wijze ook gebruikt om een beeld te krijgen van de permeabiliteit van het protoplasma voor tal van verschillende stoffen. Het is daarbij gelukt een, zij het ook geringe, doorlaatbaarheid voor allerlei stoffen aan te toonen, die men trouwens theoretisch wel moest aannemen, zooals in de vorige § reeds betoogd werd.

Wanneer men de turgorrekking uitdrukt door de verhouding tusschen het volume van het inwendige van de cel in turgescenten en in ontspannen toestand, dan zal de osmotische druk daarmee omgekeerd ovenredig zijn. Noemt men de turgorrekking

bij een bepaalden turgor t G_t en den osmotischen druk daarbij behoorende O_t, terwijl O de osmotische druk is bij volkomen ontspanning van den celwand dan zal $O_t = \frac{O}{G_t}$: de osmotische druk is omgekeerd evenredig met de turgorrekking. Men kan dit grafisch voorstellen door de fig. 141. Op de X-as zijn daar

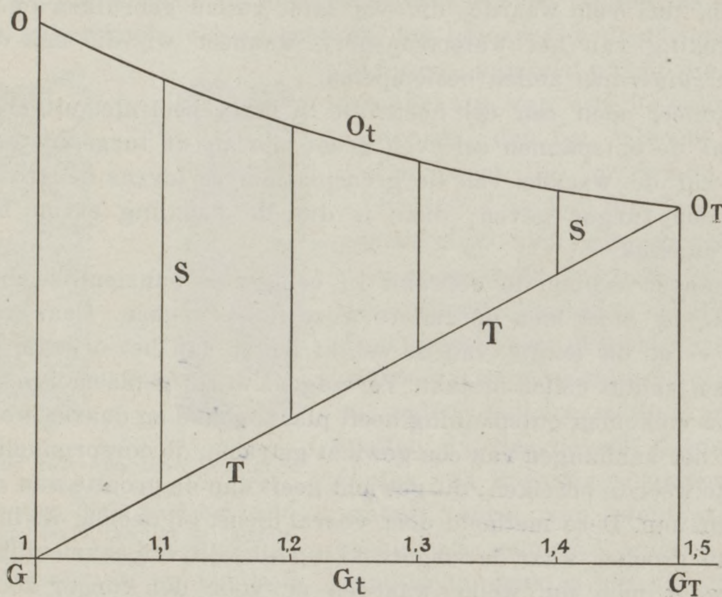


Fig. 141. Schema ter aanduiding van het verband tusschen de grootte van de turgorrekking G_t, den turgordruk T en den osmotischen druk O_t van de cel. Bij het punt G zal de cel ontspannen zijn, bij G_T daarentegen met water verzadigd. Hier is dan het volume $1^1/_2$ maal zoo groot als in ontspannen toestand. De osmotische waarde neemt bij de verzadiging met water allengs af, omgekeerd evenredig aan de turgorrekking. Bij volkomen waterverzadiging zal in O_T de osmotische waarde gelijk moeten zijn aan den turgordruk. De turgordruk is bij de ontspannen cel natuurlijk 0. Het verschil tusschen de lijnen OO_T en GO_T geeft de zuigkracht S van de cel aan; deze is het grootst in den ontspannen toestand; zoodra verzadiging met water is ingetreden — in O_T — is deze natuurlijk 0. Volgens HÖFLER.

afgezet de waarden voor de turgorrekking, die bij volkomen ontspanning natuurlijk 1 is. In dat 1-punt is de turgor 0, om vandaaruit toe te nemen volgens een rechte lijn, tot aan het punt O_T, waar de maximale spanning bereikt is en er evenwicht bestaat. De osmotische druk wordt door een derde lijn aangegeven, waarvan de waarde het kleinste is bij volkomen turges-

centen toestand van de cel en wel gelijk aan den turgordruk, dus $O_T = T$; vandaar neemt de waarde toe volgens een parabolisch verloopende lijn. Links van het punt O zou men de waarden krijgen, die gevonden worden bij geplasmolyseerde cellen. De ruimte tusschen de lijn GO_T en OO_T zal de grootte van de kracht aangeven, waarmee de cel water zal trachten op te nemen, dus een waarde, die wij later zullen gebruiken bij de bespreking van het watertransport, wanneer wij die met den naam *zuigkracht* zullen bestempelen.

Wanneer men een cel heeft, die in het geheel niet uitgerekt is, zal de ontspannen cel even groot zijn als de turgescente en hier zal de waarde van de grensplasmolyse tevens de grootte van den turgor geven; daar is dus de bepaling ervan niet zeer moeilijk.

Wanneer echter de celwand in eenigszins aanzienlijke mate gerekt is, moet men op andere wijze te werk gaan. Daar meet men eerst de lengte van de cel, of liever van het orgaan, dat uit een aantal cellen bestaat. Vervolgens wordt geplasmolyseerd, totdat volkomen ontspanning heeft plaats gehad en daarna wordt door het aanhangen van een gewicht getracht, de oorspronkelijke lengte weer te bereiken; dit gewicht geeft dan de grootte van den turgor aan. Deze methode doet vooral dienst bij deelen, die in de lengte groeien, waar de turgorrekking dikwijls vrij aanzienlijk is.

Vraagt men nu, welke waarden er voor den turgor zoo al gevonden worden, dan loopen deze vrij ver uiteen; noemt men echter cijfers van 5—15 atmosferen, dan heeft men met veel voorkomende turgordrukkingen te maken. Soms, vooral in de bladen, worden echter hoogere waarden gevonden van 20—25 atm. en bij woestijnplanten kan dit getal zelfs boven de 100 atm. komen.

Een bizondere vorm van plasmolyse moet hier in aansluiting aan het voorgaande nog kort besproken worden. Men bestempelt dien vorm met den naam *abnormale plasmolyse;* het verschijnsel doet zich voor, wanneer men een cel plotseling met een zeer sterk plasmolyticum behandelt. Daarbij kan men het zoo ver brengen, dat het buitenste deel van den protoplast sterft en alleen de tonoplast in leven blijft.

Wanneer men b.v. een cel van het wier *Spirogyra* in een 10 % oplossing van Kalisalpeter brengt (zie fig. 142), dan blijft het grootste gedeelte van het protoplasma gefixeerd, terwijl het

afsterft, wat men zichtbaar kan maken met een onschadelijke kleurstof, b.v. eosine, maar de vacuole verkleint zich sterk en deelt zich daarbij meestal in tweeën; men ziet dan twee kleurlooze bollen in de roode vloeistof drijven. Laat men op een of andere wijze den dood intreden, dan worden die vacuolewanden ook permeabel, of men ziet de blazen plotseling barsten.

In de abnormale plasmolyse hebben wij een middel, om onder het mikroskoop te reageeren op den inhoud van de vacuole; bij *Spirogyra* kan men b.v. op die wijze met behulp van een Fe-oplossing aantoonen, dat het celvocht looistoffen bevat (fig. 142 rechts).

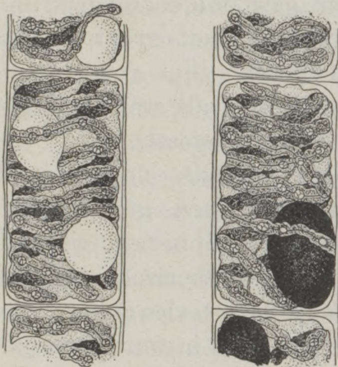


Fig. 142. Abormale plasmolyse van Spirogyra in 10 % KNO_3-oplossing. Links is al het protoplasma dood, behalve de vacuolewand, ten gevolge waarvan men het celvocht als een kleurlooze blaas daarbinnen waarneemt; rechts is de cel later behandeld met een oplossing van $FeCl_3$, waardoor in de looistofhoudende vacuole een zwart neerslag is ontstaan. Vergr. 250.

Overigens is het niet zoo heel gemakkelijk zich een oordeel te vormen omtrent de plaats, waar de verschillende opgeloste stoffen in de cel voorkomen. Wij hebben reeds gezien, dat er in het celvocht glucose en andere suikers worden aangetroffen, dat daarnevens steeds nog zouten van K en Mg te vinden zijn, zouten vooral van plantenzuren, zooals zij genoemd worden. De osmotische druk is meestal vooral aan deze lichamen toe te schrijven; maar het kunnen ook andere stoffen zijn, zooals NaCl bij strand- en steppenplanten, KNO_3 bij de zonnebloem, tabak, enz.

Bij het intreden van den dood wordt het protoplasma gemakkelijk permeabel voor alle in water opgeloste stoffen en het spreekt dus van zelf, dat de turgor bij den dood verdwijnt. Men kan dit gemakkelijk zien voor geheele organen, wanneer men deze in kokend water brengt, daar zij door hun slapwording toonen, dat de turgescentie verdwenen is.

Vroeger, in § 15 van de *Morphologie*, hebben wij over de stevigheid van plantendeelen gesproken en toen de mechanische weefsels behandeld. Het behoeft wel niet nader betoogd te worden, dat een plantendeel, dat zijn stevigheid te danken heeft aan de

aanwezigheid van sklerenchym niet slap wordt, wanneer de dood intreedt. Dat weet iedereen van houtige deelen of leerachtige bladen. Maar teere kruidachtige plantendeelen verwelken bij te groot waterverlies, d.w.z. bij het intreden van de plasmolyse in de cellen. Even goed als één enkele cel een zekere stevigheid verkrijgt bij het intreden van den turgescenten toestand, zal ditzelfde ook gelden, wanneer men een complex van turgescente cellen heeft.

Daar komt in dit geval dan echter gewoonlijk nog iets bij, dat namelijk de turgor van alle cellen niet even groot is, dat er sommige weefsels zijn, die passief gerekt zijn, andere die zich niet zoo ver hebben kunnen verlengen, als wel mogelijk geweest ware, wanneer zij geheel vrij waren geweest.

Het verschijnsel, dat dientengevolge optreedt, noemt men *weefselspanning*. Het bestaan daarvan kan men gemakkelijk aantoonen, wanneer men een stengel splijt in peripherisch weefsel en merg. Het zal daarbij blijken, dat het peripherische weefsel zich verkort, terwijl het merg zich verlengt; deze verlenging wordt veel opvallender, wanneer men dit merg daarna in water brengt.

Of men kan hetzelfde nog op een andere wijze laten zien, door een stengel in twee overlangsche helften te verdeelen en elk van die twee nog eens op dezelfde wijze te halveeren. De vier zoo verkregen strooken, gaan dan namelijk concaaf naar buiten staan, ten gevolge van de verlenging der mergcellen en die verlenging kan men doen verdwijnen door plasmolyse, terwijl zij veel sterker wordt, wanneer de strooken in water gelegd worden; zij rollen zich dan gewoonlijk in een aantal windingen op.

De tangentiale spanning, die men bij onze boomen kan vinden en die ten gevolge heeft, dat men een bastring, die van een boom is los gemaakt, niet meer daaromheen kan krijgen, is toe te schrijven aan den secundairen diktegroei, zoodat dit verschijnsel hier verder buiten beschouwing kan blijven.

§ 5. Invloed der temperatuur op levensprocessen.

Tijdens het leven van de plant vinden tal van scheikundige omzettingen plaats, ja men kan wel zeggen, dat het geheele leven bestaat uit zulk een reeks van zeer samengestelde chemismen.

Men kan zich dan ook zeer goed denken, dat de temperatuur op die omzettingen een soortgelijken invloed heeft als op reacties, die in de reageerbuis verloopen.

Daar bij hoogere temperatuur de snelheid der moleculen in het algemeen toeneemt, is het zeer goed te begrijpen, dat ook de reactiesnelheid van chemische omzettingen door verhooging van temperatuur versneld wordt. Daarvoor geldt in de scheikunde de zoogenaamde regel van VAN 'T HOFF-ARRHENIUS, die zegt, dat bij gemiddelde temperaturen een temperatuursverhooging van 10° C. gepaard gaat met een versnelling van het scheikundige proces van 2 of 3 maal. Men zegt dan ook wel, dat de *temperatuurcoëfficient* of het *temperatuurquotient* Q_{10} gelijk is aan 2 of 3; de regel wordt ook wel eens aangeduid als R.G.T.-regel (Reaktions-Geschwindigkeit-Temperatur).

Wanneer men nu den gang van tal van levensprocessen nagaat, dan vindt men bij lage temperaturen inderdaad iets, dat sterk doet denken aan den regel van VAN 'T HOFF-ARRHENIUS; wij zullen daarvan voorbeelden bespreken bij de verschillende levensverschijnselen, behandelen het verschijnsel nu alleen uit een algemeen gezichtspunt.

Zoodra de temperatuur echter sterk stijgt, doen zich daarnevens bij de levende cel andere processen voor, die neerkomen op een schadelijken invloed, die zich doet gelden op allerlei levensprocessen. Waarin die schadelijke invloed te zoeken is, of het een verandering van de colloidale natuur van het protoplasma is, laat zich nog niet zeggen. Alleen kan vastgesteld worden, dat deze schadelijke invloed des te sterker is, naarmate de temperatuur hooger is en naarmate zij langer heeft ingewerkt. Dit alles heeft ten gevolge, dat de toeneming van de snelheid van het levensproces bij stijgende temperatuur allengs geringer wordt om ten slotte over te gaan in een daling, die zich al meer en meer accentueert bij hoogere temperaturen. Hoe langer zulke temperaturen hebben ingewerkt, bij des te lager temperatuur zal men de daling waarnemen. De temperatuur, waarbij het bepaalde levensproces zijn grootste waarde bezit, noemt men het *optimum;* uit het voorgaande blijkt, dat dit punt dus volstrekt niet vast ligt.

Wordt de plant van de hoogere temperatuur weer overgebracht naar een lagere, dan vindt herstel plaats; dit duurt weer des

te langer, naarmate de voorafgaande temperatuur hooger is geweest, of naarmate zij langer heeft ingewerkt. Eindelijk kan die temperatuur zoo hoog zijn, dat geen herstel meer intreedt, dat dus de dood het gevolg is van de inwerking. Men heeft dan het *maximum* voor dit levensproces en in het algemeen de *temperatuurgrens van het leven* overschreden.

Natuurlijk geldt voor deze temperatuurgrens weer, dat dit geen vast punt is, maar dat de duur van inwerking van belang is. Toch kan men hier wel enkele cijfers opgeven, wanneer het gaat om de temperatuurgrens voor hooge temperaturen, die men korten tijd laat inwerken. Het blijkt dan, dat deze zeer sterk afhankelijk is van het watergehalte van de plant, iets wat men begrijpelijk zal vinden, wanneer men aanneemt, dat het hier gaat om een vernietiging van de colloidale struktuur van de levende stof. Zoo ziet men voor vele hoogere planten, dat de temperatuurgrens, wanneer men ze bij het onderzoek onderdompelt in water, bij ongeveer 45—47° C. ligt, terwijl daarentegen dezelfde planten, in lucht onderzocht, een temperatuurgrens bezitten van 50—52° C.

Nog grooter verschillen vindt men, wanneer men voor zijn proeven gebruik maakt van deelen van planten, die een sterke uitdroging kunnen verdragen. Ik heb daarbij in het bizonder het oog op zaden. Zoo konden gedroogde zaden van gerst een temperatuur verdragen van 60°, van mais van 70°, van erwten van 74°, van lucerneklaver zelfs van 100° C. Nog hooger temperaturen worden verdragen door droge schimmelsporen, o.a. die van de gewone penseelschimmel (*Penicillium glaucum*) zelfs 120° C.

Maar de moeilijkst te dooden plantencellen zijn wel de sporen van een aantal bacteriën. Een bekend voorbeeld leveren de hooibacillen, die men op de oppervlakte van tal van planten kan aantreffen (*Bacillus subtilis*), en waarvan de sporen een verwarming in waterdamp op 100° gedurende 3 uur, op 105° gedurende 15 minuten en op 110° gedurende 5 minuten verdragen. Nog grooter weerstand bezitten sommige bacteriën, die in den grond worden gevonden en die wel eens aardappelbacteriën genoemd worden, omdat men ze op de oppervlakte van aardappelen aantreft. Nemen wij als voorbeeld *Bacillus mesentericus ruber*, dan kan het weerstandsvermogen daarvan uit het volgende staatje blijken:

bij 100°	verdragen zij een verwarming in damp gedurende	$5^1/_2$—6 uur
„ 110°	„ „ „ „ „ „ „	$^3/_4$ uur
„ 115°	„ „ „ „ „ „ „	25 min.
„ 122°	„ „ „ „ „ „ „	10 „
„ 127°	„ „ „ „ „ „ „	2 „

„ 130° treedt de dood dadelijk in.

Uit het voorgaande volgt ook het een en ander voor de praktijk van het *steriliseeren*, d.w.z. het vrij maken van vloeistoffen of vaste voorwerpen van de kiemen van levende wezens. Voert men deze sterilisatie uit door verwarming in een ruimte, die waterdamp bevat, dan is verhitting gedurende 6 uren op 100° C. noodzakelijk. Of wil men in korter tijd gereed zijn, dan zal men gebruik moeten maken van een autoclaaf of Papiniaanschen pot; gebruikt men dan 1 atmosfeer overdruk, dan wordt de temperatuur ongeveer 118° en nu is verwarming gedurende $^1/_2$ uur voldoende te achten.

Het komt herhaaldelijk voor, dat men vloeistoffen in handen krijgt, die een zoo langdurige koking of een zoo hooge temperatuur niet kunnen verdragen. Dan wendt men de methode van het *discontinu steriliseeren* aan. Men verwarmt $^1/_2$ uur op 100°, is dan zeker, dat de meeste sporen en alle vegetatieve vormen van bacteriën en schimmels gedood zijn; alleen enkele zeer resistente sporen zullen in leven blijven. Plaatst men nu de vloeistof in een omgeving van zoodanige temperatuur, dat die sporen gemakkelijk tot kieming overgaan, dan ontstaan er weer vegetatieve cellen en na 24 uur kan men nogmaals steriliseeren. Voor alle zekerheid kan men dit procédé nog eens herhalen.

Het is wellicht goed er hier even op te wijzen, dat bij het *pasteuriseeren* een soortgelijke bewerking wordt toegepast, met dit onderscheid, dat de temperatuur, waarop verwarmd wordt, veel lager is. Het geldt b.v. de behandeling van melk, zoodat deze den voor vele menschen onaangenamen kooksmaak niet verkrijgt. Op die wijze kan een vloeistof nooit werkelijk steriel gemaakt worden; alleen kan men bereiken, dat het aantal bacteriën kleiner wordt en, waarop het in deze gevallen meestal aankomt, dat de pathogene bacteriën worden vernietigd.

Wil men steriliseeren in droge lucht, dan zal het, na hetgeen boven gezegd werd, niet bevreemden, dat daarvoor hoogere temperaturen noodig zijn; men is gewoon, de voorwerpen dan

gedurende 1 uur op een temperatuur van 140—150° te houden.

Wij komen thans nog even terug op de Q_{10}, waarvan wij in den aanvang van deze § gezegd hebben, dat die constant is bij lagere temperaturen. Eigenlijk is dat niet geheel juist; onderzoekt men de zaak nauwkeurig, dan ziet men, dat die temperatuurcoëfficient voortdurend daalt met stijgende temperatuur, zij het ook, dat die daling gering is, zoolang men blijft beneden b.v. 25° C., terwijl de daling sterk wordt, zoodra de schadelijke invloed zich krachtig doet gevoelen. Maar wanneer wij nu omgekeerd nagaan, hoe de processen bij zeer lage temperaturen verloopen, dan kan wel reeds verwacht worden, dat de reactie-snelheid langzamerhand zoo klein wordt, dat het den indruk maakt, alsof het proces geheel stilstaat. Men noemt de temperatuur, waarbij een levensproces tot stilstand komt, de *minimum*-temperatuur. Uit het voorgaande valt af te leiden, dat het onmogelijk is, een vaste waarde voor dit minimum aan te geven.

Zeer lage temperaturen kunnen ten slotte den dood ten gevolge hebben. Daarbij geldt ook weer hetzelfde, wat voor hooge temperaturen gezegd is, dat namelijk volkomen droge deelen een groote resistentie bezitten. Men heeft zaden, die men vrij wel volkomen van hun imbibitiewater bevrijd had, en sporen van schimmels en bacteriën in vloeibare lucht gebracht, zonder dat zij te gronde gingen.

Maar wanneer water aanwezig is, treedt bij lage temperatuur het bevriezen van planten in. Omtrent dit verschijnsel zijn de meeningen nog min of meer verdeeld. Vroeger werd aangenomen, dat het bevriezen op zichzelf niet doodelijk zou zijn, dat daarbij ijsvorming in intercellulaire holten zou plaats hebben, waardoor wel eens verscheuring van weefsels zou kunnen voorkomen, maar dat de dood eigenlijk pas zou intreden bij het ontdooien, omdat dan het min of meer droge protoplasma plotseling in aanraking zou komen met groote hoeveelheden water, waarbij de colloidale struktuur zou vernietigd worden. Men zou dus den dood kunnen voorkomen door een uiterst voorzichtige ontdooiing. Beweerd wordt, dat men in de praktijk hiermede gunstige resultaten heeft verkregen bij bevroren aardappelen.

Maar ondertusschen is er aangetoond, dat er wel degelijk ook een dood ten gevolge van bevriezen intreedt, zij het ook, dat deze voor verschillende planten niet bij dezelfde temperatuur

wordt waargenomen. Zelfs is het de vraag, of hier de vorming van ijs eigenlijk wel iets met dat verschijnsel te maken heeft, daar er toch gewassen uit de tropische gewesten zijn, die reeds bij temperaturen boven het vriespunt te gronde gaan. Hoe het zij, de zaak is nog niet voldoende tot oplossing gebracht, om daarover in een leerboek meer in bizonderheden te handelen.

§ 6. ALGEMEENE BESCHOUWINGEN OVER VOEDING.

Het zal tegenwoordig wel als een onomstootelijke waarheid beschouwd worden, dat de wet van LAVOISIER omtrent de onvernietigbaarheid der stof ook voor de levende planten geldt. Toch behoeft men niet zoo ver terug te gaan om geheel andere meeningen aan te treffen. Zelfs nog in het jaar 1800 werd in een antwoord op een prijsvraag, uitgeschreven door de Berlijnsche Akademie, door SCHRADER de conclusie gemaakt: „Die Pflanzen erzeugen die in ihnen enthaltenen Aschenbestandteile durch ihren Lebensprocess."

Groote reeksen van waarnemingen hebben ons thans geleerd, dat de stoffen, waaruit een plant is opgebouwd, in laatste instantie moeten zijn opgenomen uit de omgeving. Men bestempelt dit proces met den naam van *voeding*. Wil men dus te weten komen, wat de plant van buiten opneemt, dan moet men eerst weten, uit welke bestanddeelen zij is opgebouwd.

Wij hebben vroeger gezien, dat het celvocht een voornaam bestanddeel van de cel uitmaakt, en dat dit uit water met daarin opgeloste zouten en suikers bestaat, dat de celwand C, H en O bevat, dat in het protoplasma bovendien N en S worden aangetroffen, maar dat beide in sterke mate geïmbibeerd zijn met water; zoo is dus reeds iets te zeggen van de samenstelling der plant.

Maar om zekerheid te krijgen, is een analyse noodig; daarvoor moet in de eerste plaats de droge stof verkregen worden door te drogen bij 110° C. Er blijkt dan, dat houtige deelen tot 50 % droge stof bevatten, maar sappige deelen niet meer dan 20—30 %, terwijl die hoeveelheid bij jonge deelen of vleezige planten zelfs kan dalen tot 5—15 %; ja bij sommige waterplanten, vooral wieren, kan de hoeveelheid droge stof zelfs het geringe bedrag van 2 % van het totale gewicht vertegenwoordigen.

De droge stof van de plant is brandbaar; daarbij verbranden C en H tot CO_2 en H_2O, terwijl de N gedeeltelijk vrij ontwijkt; de overige elementen worden alle in de asch teruggevonden. Iedereen kent plantenasch van onze houtvuren, sigaren, enz.; men weet ook, dat deze de struktuur van de levende plant nog doet zien. Nog duidelijker blijkt dit, wanneer men een mikroskopische doorsnede zorgvuldig op een platinablikje verbrandt, waarna men de geheele struktuur nog herkennen kan. Daaruit wordt dus de gevolgtrekking gemaakt, dat de aschbestanddeelen in het geheele plantenlichaam verspreid voorkomen.

Aschanalyses zijn bij duizenden gemaakt en die leeren, dat elke plant behalve C, H, O en N bevat S, P, Cl, Si, K, Na, Mg, Ca en Fe, terwijl Al en Mn in sporen voorkomen. Daarnaast bevatten bepaalde planten somtijds nog andere elementen, zooals de zeewieren I en Br, de planten uit zinkstreken (zooals bij ons uit het Boven-Geuldal het zinkviooltje, *Viola calaminaria*), Zn. Dan zijn nog aangetroffen Li, Cu, Ni, Co, B, Sr, Ba en nog zeldzamer F, Se, Te, As, Sb, Ti, Rb, Sn, Ag, Hg, Th en Cr.

Uit het voorgaande kan reeds de gevolgtrekking worden gemaakt, dat de planten wel is waar opnemen, wat hun in hun omgeving wordt geboden, maar dat zij daarbij toch in staat zijn een zekere keus uit te oefenen. Men bedenke maar eens, welke groote hoeveelheden Al in de meeste gronden voorkomen en welke sporen van dit element in de plant worden aangetroffen; zoo bevatten zeewieren in hun asch veel K, N, P en I, die weinig in het zeewater voorkomen, daarentegen weinig NaCl, dat er voor 3 % in zit. Bovendien ziet men, dat sommige planten rijk zijn aan nitraten, andere aan kalk.

Dit *electieve vermogen* komt het sterkst voor den dag, wanneer men eens een analyse maakt van een aantal planten, die in dezelfde sloot naast elkaar groeien en hun samenstelling dan weer vergelijkt met die van het slootwater. Een dergelijke vergelijking vindt men in de onderstaande tabel, waar de eerste kolom betrekking heeft op den naam van de onderzochte bestanddeelen; deze worden in 100 deelen asch opgegeven voor twee verschillende planten van *Chara foetida* in kolom II en III, voor *Hottonia palustris* in kolom IV, voor *Stratiotes aloides* in kolom V, terwijl eindelijk de laatste kolom de samenstelling

van het slootwater aangeeft, uitgedrukt in 1000 deelen van het water:

I	Ch. foetida I	Ch. foetida II	Hott. palustris	Strat. aloides	Slootwater
K_2O	0,49	0,23	8,34	30,82	0,0054
Na_2O	0,18	0,12	3,18	1,21	0,0335
MgO	0,57	0,79	3,94	14,35	0,0112
CaO	54,73	54,84	21,29	10,73	0,0533
Fe_2O_3	0,04	0,16	1,82	0,38	spoor
SO_3	0,24	0.28	6,97	3,48	0,0072
P_2O_5	0,31	0.16	2,88	2,87	0,0006
SiO_2	0,70	0,33	18,64	1,81	spoor

Een nadere bespreking van dit lijstje zal wel overbodig zijn; zoodra men er iets nauwkeurig naar kijkt, vindt men een bevestiging, van hetgeen boven gezegd werd.

Wanneer men dit verschijnsel nader analyseeren gaat, zal men natuurlijk ten slotte terecht komen bij het opnemend vermogen van iedere cel afzonderlijk en wanneer men dit bedenkt, dan zal het ook niet meer onbegrijpelijk zijn, dat de verschillende cellen van een plant niet alle eenzelfde samenstelling bezitten. Zoo vindt men b.v. voor de procentische samenstelling van de asch van roggekorrels en roggestroo telkens de volgende cijfers: voor K_2O 32,10 en 22,56, voor CaO 2,94 en 8,20, voor MgO 11,22 en 3,10, voor P_2O_5 47,74 en 6,53, voor SO_3 1,28 en 4,25, voor SiO_2 1,37 en 49,27. Soortgelijke verschillen zijn voor den dag getreden, wanneer men experimenteerde met andere planten.

Wanneer wij ons nog eens een enkele cel denken, die in de gelegenheid komt om voedsel op te nemen, dan heeft men het vraagstuk wel tot zijn eenvoudigste gedaante herleid. Daarbij zal ons dan ook dadelijk duidelijk worden, dat in het algemeen de celwand alle mogelijke stoffen onveranderd doorlaat en dat dus, wanneer er sprake is van een *electief vermogen,* dit berusten moet bij het protoplasma. Wij komen daardoor hier weer terug bij de vroeger reeds besproken vraag naar de permeabiliteit van dit protoplasma voor in water opgeloste stoffen.

Naast de vraag naar de hoedanigheid der opgenomen stoffen, kan men ook naar de hoeveelheid vragen. Wanneer men het

gewicht van een volwassen plant vergelijkt met dat van het zaad, waaruit die plant ontsproten is, blijkt toch duidelijk, dat er een zeer groote hoeveelheid stoffen van buiten moet opgenomen zijn. Maar die hoeveelheid is nog veel grooter, dan uit dit cijfer blijkt; want de plant geeft, zoo lang zij leeft, ook stoffen naar buiten af, die dus minstens gecompenseerd moeten worden, wil de plant niet in gewicht verminderen.

Wij zullen nu dit alles in de volgende §§ uitvoeriger bespreken en daarbij beginnen met de opname van anorganische stoffen, ook al is de C ten slotte een veel belangrijker element voor de plant. Praktische redenen verzetten er zich echter tegen, die C-voeding het eerst te behandelen.

§ 7. De onontbeerlijke anorganische voedingsstoffen.

Het belangrijkste element van de droge stof van de plant is de koolstof; maar, zooals reeds in de vorige § gezegd werd, is het opnemen van koolstofhoudend voedsel een zoo bizonder proces, dat de bespreking daarvan voorloopig wordt uitgesteld, zoodat wij ons hier alleen zullen bezig houden met de andere elementen, die voor de plant onontbeerlijk zijn.

Om op de vraag naar de onontbeerlijkheid een antwoord te krijgen, moet een proef genomen worden, waarbij men de plant een voedsel aanbiedt van volkomen bekende samenstelling en waarbij men dan die samenstelling zoodanig laat wisselen, dat daaruit gevolgtrekkingen gemaakt kunnen worden omtrent de noodzakelijkheid van bepaalde elementen.

Wanneer wij ons eerst bepalen tot de hoogere groene planten, dan mag aangenomen worden, dat de meeste der genoemde stoffen opgenomen worden uit den bodem en het wordt dus zaak de proef zoo in te richten, dat men de samenstelling van dien bodem geheel in zijn macht heeft.

Daarvoor kan men op twee wijzen te werk gaan, namelijk door gebruik te maken van *zand-* en van *waterkulturen*. In het eene geval worden de planten gekweekt in zand, dat men eerst heeft uitgegloeid en daarna heeft gewasschen met allerlei sterke zuren, totdat er niets meer uit in oplossing gaat. Dan wordt begoten met een oplossing van bepaalde zouten, waarvan men de samenstelling volkomen kent.

Waterkulturen worden zoo gemaakt, dat de plant met haar wortels in water leeft, terwijl de bovenaardsche deelen zich in de lucht ontwikkelen. Dit water moet dan in oplossing de noodige voedingszouten bevatten. Ditzelfde geldt bij de zandkulturen voor het water, waarmee begoten wordt.

Wordt in plaats van een voedingsoplossing gebruik gemaakt van gedistilleerd water, dan ziet men, dat de kieming van de planten plaats heeft, dat ook het kiemplantje een zekere ontwikkeling verkrijgt, maar daarna vindt stilstand van den groei plaats. Dit alles is zeer goed te verklaren, omdat in het zaad een kleine hoeveelheid anorganische stoffen is opgehoopt, die tijdens de kieming eerst verbruikt worden. Zijn deze op, dan vindt geen verdere ontwikkeling plaats; de plant gaat den hongerdood te gemoet.

Daartegenover zijn er nu meer dan eens oplossingen aangegeven, die als volledige voedingsoplossing dienst kunnen doen. Met behulp daarvan kan de plant zich dus geheel normaal ontwikkelen, tot bloei komen en vrucht en zaad voortbrengen. De samenstelling van een van die oplossingen moge hier volgen; zij is het eerst aangegeven door von der Crone:

1,00 g KNO_3;	0,5 g $CaSO_4$;	0,5 g $MgSO_4$;
0,25 g $Ca_3(PO_4)_2$;	0,25 g $Fe_3(PO_4)_2$;	1 Liter water.

Er zijn andere samenstellingen aangegeven, b.v. door Sachs, Knop, e.a., maar in hoofdzaak komen deze toch op hetzelfde neer. Men moet er alleen maar voor zorgen, dat de oplossing niet alkalisch reageert en dat de concentratie niet te groot is.

Uit het bovenstaande blijkt wel reeds, dat van de elementen, die in elke plantenasch gevonden worden, het Na, het Cl en het Si niet absoluut noodzakelijk zijn; zoo straks komen wij daarop nog terug, constateeren nu alleen, dat van de elementen, die in de hierboven genoemde oplossing voorkomen, geen enkel gemist kan worden. Dat zijn dus de elementen K, Mg, Ca, Fe, N, S en P, behalve H en O, waarover hier wel niets meer gezegd behoeft te worden. Ontbreekt een van deze elementen, dan ontwikkelt de plant zich niet verder. Evenmin kan een van deze elementen geheel of ten deele vervangen worden door een ander, b.v. het K door een ander alkalimetaal.

Laat men in de hier genoemde voedingsoplossing het ijzer weg

dan ontstaan planten, die niet groen zien, die men met den naam *chlorotisch* aanduidt; toevoeging van enkele druppeltjes van een oplossing van een ijzerzout, doet de kleur zeer spoedig groen worden. Uit het behandelde bij de anatomie is reeds gebleken, dat het chlorophyl toch niet ijzerhoudend is, dat dus het verschijnsel niet op een zoo eenvoudige wijze verklaard kan worden.

Het ontbreken van een van de andere elementen geeft niet tot zulke kenmerkende verschijnselen aanleiding als gebrek aan ijzer; wel ziet men bij stikstofgebrek een bleekgroene tint optreden, die ook den landbouwer wel bekend is, zoodat hij in zulk een geval snel stikstofhoudende mest gaat toevoegen. Wanneer het Ca ontbreekt, ontstaan bruine vlekken op de bladen, zoodat deze er min of meer als vergiftigd uitzien. Maar deze bizonderheden zullen wij hier verder buiten beschouwing laten, daar zij ons te ver in details zouden voeren.

Vergelijken wij nu met het bovenstaande, hetgeen men vindt bij lagere organismen, die geen bladgroen bevatten, dus meer in het bizonder bij schimmels en bacteriën, dan kan men ook hier voedingsoplossingen maken, die dan echter nog een koolstofbron moeten bevatten. Als voorbeeld van een dergelijke voedingsoplossing, die alle noodzakelijke elementen bevat en waarin men tal van gewone schimmels kan kweeken, geef ik hier de volgende:

5,0 % saccharose;	0,5 % NH_4NO_3;
0,1 % KH_2PO_4;	0,05 % $MgSO_4$;

alles in water opgelost. Men kan hierin b.v. de gewone penseelschimmel (*Penicillium glaucum*) kweeken.

Zooals men ziet, ontbreken hierin de voor hoogere planten onontbeerlijke elementen Ca en Fe. Zeer nauwkeurige proeven hebben geleerd, dat het Ca bij schimmels en bacteriën volkomen gemist kan worden. Wat het ijzer betreft, kan men niet met dezelfde zekerheid spreken, vooral omdat de hoeveelheid, die van dit element noodig zou zijn, zoo uiterst gering behoeft te zijn. Het is dus altijd nog mogelijk, dat er bij de proeven een zeer geringe verontreiniging heeft plaats gehad. Verder wordt voor deze lagere vormen ook beweerd, dat het K ten deele door het Rb vervangen zou kunnen worden.

Wat de overige elementen betreft, kan er op gewezen worden,

dat, al zijn deze niet bij *alle* planten noodig, er toch wel gewassen voorkomen, die ze niet kunnen ontberen, of waar zij ten minste wenschelijk zijn.

Zoo wordt van het NaCl vermoed, dat zoutplanten het zonder deze stof niet kunnen stellen, terwijl proeven hebben uitgemaakt, dat boekweit ook niet kan groeien bij geheel gebrek aan chloor. Wat het Si betreft, dit komt wel steeds voor, maar het wordt in sommige planten in zeer groote massa aangetroffen, meer in het bizonder in grassen, paardestaarten en kristalwieren (*Diatomeae*), waar het in den celwand voorkomt, en in de *Podostemaceae*, waar het in den celinhoud wordt aangetroffen. Kweekt men een gras zonder kiezelzuur, dan ontstaan slappe stengels; de hardheid van de stengels der paardestaarten, die ze zoo geschikt maakt voor schuurbiezen, is ook een gevolg van het vele kiezelzuur, dat in de celwanden zit. De *Diatomeae* kan men zonder Si in het geheel niet kweeken; aan de aanwezigheid van deze stof is het te danken, dat men ze in groote banken fossiel aantreft, als zoogenaamde *Diatomeeënaarde* of *Infusoriënaarde*.

Er zijn ook stoffen, die, al zijn ze niet absoluut noodig, toch in hooge mate gunstig op de ontwikkeling kunnen inwerken. Dat is b.v. het geval met het Zn, wanneer men kulturen maakt van sommige schimmels. Wordt b.v. *Aspergillus niger* gekweekt in een voedingsoplossing, waaraan 0,0005 % $ZnSO_4$ is toegevoegd, dan ziet men reeds een vermeerdering van den oogst; is die hoeveelheid 0,003 %, dan krijgt men zelfs een verdubbeling van het drooggewicht. Wordt de hoeveelheid $ZnSO_4$ nog grooter genomen, dan is de toename van het schimmelgewicht weer geringer, terwijl groote giften eindelijk bepaald schadelijk werken.

Hetzelfde verschijnsel ziet men bij meer vergiftige stoffen, waarvan zeer geringe hoeveelheden dus bevorderend op den groei kunnen werken. Er wordt b.v. beweerd, dat het mangaan die werking bij hoogere planten zou hebben en eveneens schrijft men de gunstige werking van de Bordeauxsche pap (een 2 % oplossing van $CuSO_4$ gemengd met een 2 % kalkmelk) ten deele toe aan den bevorderenden invloed van de geringe hoeveelheden Cu, die in de plant terecht komen.

Proeven van BOTTOMLEY van de laatste jaren hebben doen zien, dat waterplanten, zooals eendekroos, zich in een zuiver minerale voedingsoplossing niet geheel normaal ontwikkelen,

maar dat een uiterst geringe hoeveelheid van organische stoffen, zooals men die b.v. uit veen kan uittrekken, of zooals men ze uit humusrijken grond kan krijgen, in sterke mate stimuleerend op den groei inwerken. Hetzelfde resultaat werd ook bij hoogere landplanten verkregen en iets dergelijks was vroeger ook reeds bij de kultuur van schimmels, in het bizonder van de gewone gist, waargenomen. In dat laatste geval was de toevoeging van een zeer geringe hoeveelheid gistaftreksel aan de voedingsoplossing noodig.

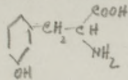
Het schijnt wel, alsof men al de hier het laatst besproken verschijnselen onder één enkel gezichtspunt moet vereenigen; daarbij moet dan wel niet in de eerste plaats gedacht worden aan noodzakelijke bouwstoffen van het plantenlichaam, maar veel meer aan iets als de *vitaminen,* die bij de voeding van den mensch een zoo groote rol schijnen te spelen.

Ten slotte moet hier nog eens gewezen worden op het gevaar, verbonden aan het gebruik van te geconcentreerde voedingsoplossingen. Deze kunnen vergiftig werken, tenzij de oplossing volnauwkeurig *gebalanceerd* is. Daaronder verstaat men het volgende: wordt een plant met zijn wortels gebracht in een oplossing van een K-zout, dan werkt die oplossing vergiftig. Men kan die werking echter opheffen, door toevoeging van een bepaalde hoeveelheid van de oplossing van een Ca-zout. Het omgekeerde geldt precies zoo en dat is aanleiding, dat men zegt, dat K en Ca *antagonistisch* werken, terwijl men nu ook begrijpt, dat een vloeistof zoodanig gebalanceerd kan zijn, dat de schadelijke werking van het eene metaalion door het andere geheel wordt opgeheven.

§ 8. Het opnemen van anorganisch voedsel.

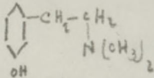
Men kan zich de vraag stellen, met welke deelen de plant water en anorganische stoffen opneemt. Wanneer wij ons bij de beantwoording van deze vraag eerst eens beperken tot de landplanten en alleen de hoogere planten in het oog vatten, dan kan gezegd worden, dat die opname plaats heeft door middel van de wortels.

Uit proeven, waarbij men verschillende deelen van de wortels in water bracht, is gebleken, dat alleen die deelen van de wortel

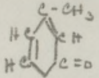




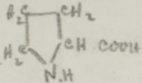
tyrosine



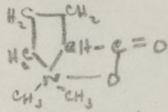
hordenine



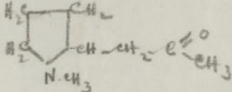
ricinine



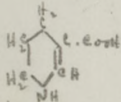
proline



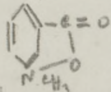
stachydrine



hygrine



tetrahydro nicotinezuur



trigonellin

in staat zijn water en de daarin opgeloste stoffen op te nemen, die voorzien zijn van een levende opperhuid. Bij de bespreking van de anatomie hebben wij gezien, dat slechts de worteltoppen een levende epidermis bezitten, maar dat op zekeren afstand van den top die epidermis afsterft, terwijl dan de beschuttende functie wordt overgenomen door de exodermis.

Het schijnt verder, dat de *uiterste* worteltop niet in staat is water te absorbeeren, zoodat het slechts een vrij korte zone is, waar de wateropname geschiedt. Het is juist deze zone, waar de epidermiscellen dikwijls uitgegroeid zijn tot wortelharen; dat hierdoor de oppervlakte, die in aanraking komt met den bodem, aanzienlijk vergroot wordt, behoeft wel nauwelijks gezegd te worden. Men heeft uitgerekend, dat de oppervlakte bij de erwt wel 12 maal vergroot wordt.

Het is bekend, dat niet alle wortels in het bezit zijn van wortelharen en dat dit voorkomen bij dezelfde soort kan wisselen naar gelang van de vochtige of droge standplaats. Toch zijn ook verschillende wortels van waterplanten van wortelharen voorzien.

Onderzoekt men wortelharen, die zich in een bodem ontwikkeld hebben, met het mikroskoop, dan ziet men, dat zij vast verkleefd zijn met de bodemdeeltjes (zie fig. 143), waaraan zij blijven vastzitten, omdat de buitenste laag van hun celwand verslijmt. Het is dan ook te begrijpen, dat men ze niet los kan maken uit den bodem zonder ze te beschadigen. Vandaar dat men bij het overplanten van gewassen, dit het liefste doet met kluit, d.w.z. met een kluit aarde, die de wortels zoodanig omgeeft, dat deze zoo weinig mogelijk beschadigd worden; zeer in het bizonder moet dan gelet worden op het behoud van de levende worteltoppen. Maar zelfs bij zeer voorzichtige behandeling is beschadiging van wortels niet geheel te voorkomen. Het verplanten geschiedt daarom liefst in het najaar, omdat de wortels dan gelegenheid hebben zich gedurende den winter nog min of meer te herstellen.

Men heeft zich vroeger wel de moeite gegeven, de lengte der wortels van een plant te meten. In verband met het voorgaande behoeft wel niet nader gezegd te worden, dat dit in het algemeen van geen physiologische beteekenis is; men zou eigenlijk het aantal worteltoppen moeten kennen. Toch zegt het wel iets, dat de lengte van de gezamenlijke wortels van een eenjarige

den 12 Meter bedraagt, die van een spar van denzelfden leeftijd slechts 2 M. Men kan hierin ten minste een verklaring vinden van het voorkomen van de den op dorre zandgronden, waar de spar niet groeien wil.

Van meer beteekenis is natuurlijk de diepte van het wortelstelsel. Die bedraagt bij kruidachtige planten meestal niet meer dan 20—30 cM., zoodat in tijden van groote droogte zulke gewassen het eerste watergebrek lijden. Vandaar dat diepwortelende planten, zooals klaver (wortelstelsel 1—2 M. diep) en lucerne (wortelstelsel 3—4 M. diep) niet licht verdrogen. Hetzelfde geldt

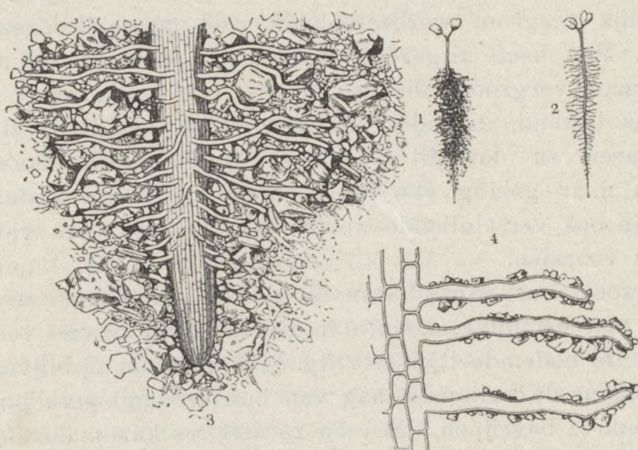


Fig. 143. Wortels van Pentstemon; 1 kiemplantje, wortelharen met daaraan klevende zandkorreltjes, 2 zonder die korrels, 3 worteltop met wortelharen in den grond, 4 enkele wortelharen vastgekleefd aan de bodemsteeltjes. Naar Kerner von Marilaun.

voor een aantal van onze boomen. Daarbij moet men echter in ons lage land rekening houden met den stand van het grondwater, die aanleiding is, dat er zich gewoonlijk daarin geen wortels ontwikkelen. Vandaar dat b.v. in het Haagsche bosch de beuken een plat koekachtig wortelstelsel hebben gekregen, zoodat zij bij een storm als die van het najaar 1911 zoo gemakkelijk ontworteld werden.

Het opnemen van water door de opperhuidscellen van de wortels is een levensverschijnsel; brengt men wortels in een atmosfeer van CO_2 of H_2, dan wordt de wateropname vertraagd.

Ditzelfde geschiedt door lage temperaturen; zoodoende kan men een plant laten verdrogen, wanneer men het bovenaardsche deel in droge warme lucht houdt en de wortels in een zeer vochtige, maar koude aarde (d.w.z. waar de temperatuur ongeveer 0° C. bedraagt) houdt. Er volgt dus ook uit, dat in normale winters onze gewassen niet in staat zijn veel water uit den grond op te nemen.

Het zal goed zijn, hier enkele woorden te zeggen over de wijze, waarop het water in den grond voorkomt. Grond bestaat uit resten van gesteenten en humus, waarbij altijd tusschenruimten aanwezig zijn, die in drogen toestand lucht bevatten. Valt daar regen op, dan vullen die ruimten zich met water en dit zal ten deele wegzakken, tenzij de ondergrond ondoorlaatbaar is. In het laatste geval ontstaat een moeras met stilstaand water, dat weinig zuurstof bevat, tengevolge waarvan de meeste planten daarin niet kunnen leven.

Maar wanneer het water wel weg kan zakken, wordt toch altijd een gedeelte teruggehouden, dat men de *watercapaciteit* van den grond noemt. Die is verschillend voor verschillende gronden en ook afhankelijk van de korrelgrootte. Zoo bedraagt die in vol. $^0/_0$ bij humus 55, bij klei 53, bij zand van een korrelgrootte van 0,01—0,07 mM. 35,5, van een korrelgrootte 0,11—0,15 mM. 6 en van een korrelgrootte 1,02 mM. 3,7.

De plant kan dit water niet geheel aan den bodem onttrekken; er blijft steeds een gedeelte terug, ook al gaat de plant ten gevolge van watergebrek te gronde. Zoo werd gevonden, dat wanneer tabak in een bodem gekweekt werd, waar de watercapaciteit 46 bedroeg (humusrijk zand), nadat alle water, dat de plant krijgen kon, er aan onttrokken was, toch nog 12,3 $^0/_0$ water in den grond was blijven zitten; voor grof zand waren deze cijfers 20,8 en 1,5.

Daar het opnemen van water en opgeloste stoffen door de wortels een levensverschijnsel is, zal men dadelijk begrijpen, dat niet alles, wat aangeboden wordt, in dezelfde concentratie en samenstelling wordt opgenomen. Dit werd in de vorige § reeds besproken. Maar daarnevens laat zich nu ook begrijpen, dat de wortels in staat zijn uit een grond stoffen op te nemen, die daarin

niet in opgelosten toestand voorkomen. Inderdaad kunnen wortels oplossend op bestanddeelen van den bodem inwerken.

Men kan dit het gemakkelijkst zien, wanneer men een glad gepolijst marmeren plaatje in den grond legt en nu, nadat er gedurende eenigen tijd wortels langs gegroeid zijn, het plaatje weer onderzoekt. Het blijkt dan, dat de wortels daarin figuren



Fig. 144. Marmeren plaatje, waar wortels van Vicia Faba overheen gegroeid waren, die oplossend op het marmer gewerkt hebben en zoo indrukken hebben achtergelaten.

geëtst hebben, zoodat men op het plaatje nu nauwkeurig den vorm van de wortels vindt aangegeven (zie fig. 144).

Er worden dus door de wortels stoffen afgescheiden, die oplossend op marmer inwerken en de vraag is, welke stoffen dit zijn. Men heeft, door gebruik te maken van plaatjes van andere anorganische zouten, en door na te gaan of deze al of niet aangetast werden, de conclusie gemaakt, dat men hier in hoofdzaak te doen heeft met de werking van CO_2; de vorming daarvan zal later nog nader bij de behandeling van de ademhaling besproken worden.

Toch moeten er ook nog andere stoffen afgescheiden worden, omdat de oppervlakte van de wortel, in aanraking gebracht met blauw lakmoespapier, dit rood kleurt, iets wat door koolzuur niet geschiedt. Men meent, dat deze werking somtijds moet worden toegeschreven aan de afscheiding van KH_2PO_4, een andere maal aan COOK . COOH. Wellicht zijn deze stoffen ook wel afkomstig uit de afstervende epidermiscellen.

Het is te begrijpen, dat men bij het maken van een chemische analyse van een grond met het oog op de vraag, welke stoffen een plant daaruit kan opnemen, zeer zwakke zuren gebruikt, om de bestanddeelen van dien bodem op te lossen, vooral dikwijls citroenzuur of nu in den laatsten tijd ook CO_2-houdend water. Toch moet er hier nogmaals voor gewaarschuwd worden, aan dergelijke analyses te veel beteekenis toe te kennen.

Het is wellicht goed, nog enkele woorden aan het bovenstaande toe te voegen over den bodem als drager van planten. Het betreft hier een vraagstuk, dat geheel tot de bodemkunde behoort en dat hier dus ook maar heel kort besproken wordt, alleen in zoover het noodig is tot beter begrip van het opnemen van anorganische stoffen door de plantenwortels.

In het algemeen worden, zooals uit proeven gebleken is, de metalen K, Mg, Ca en Fe als ionen uit hun zouten opgenomen, de S uitsluitend uit SO_4-ionen, de P uit PO_4-ionen en de N meestal uit NO_3-ionen. Neemt men nu echter oergesteente en poedert dit fijn, dan groeit een hoogere plant er in het geheel niet in, ook al wordt de N er aan toegevoegd. Hoe komt dat?

De verklaring wordt gevonden in het feit, dat zulk een oergesteente in hoofdzaak uit silicaten bestaat. Zoo b.v. graniet uit silicaten van Al, K, Na, Ca, Mg, Fe en daarnevens uit sporen van sulfaten en phosphaten. Uit die silicaten kunnen de plantenwortels de metalen niet vrij maken. Wel kan dit langzamerhand geschieden door CO_2-houdend water, waarbij verweering intreedt. De K, Na, Ca en Mg worden vrij gemaakt uit het silicaat, maar niet het Al, dat als silicaat, d.i. als klei overblijft. Die verweering van het oergesteente kan ten deele ook plaats hebben onder den invloed van lagere organismen, b.v. bacteriën (de Faulhorn in Zwitserland, die daaraan den naam te danken heeft), of vooral korstmossen en *Cyanophyceae.* De laatste groep van blauwgroene

organismen speelt wellicht een groote rol bij deze processen; het is o.a. gebleken, dat de eerste vegetatie van het eiland Krakatau na de volledige verwoesting van de flora door de groote uitbarsting van 1883, bestond uit deze lagere planten. In elk geval wordt op zulk een wijze ook een zekere hoeveelheid resten van afgestorven levende wezens in den grond gebracht; er ontstaat dus humus en zoo wordt de bodem langzamerhand geschikt om ook hoogere planten te dragen.

Wanneer wij nu overigens te doen hebben met den natuurtoestand, zal er geen sprake zijn van roofbouw; wat aan den grond door de vegetatie onttrokken wordt, komt daarin ten slotte ook weer terug, wanneer deelen van de plant of de geheele plant sterven en de resten door de werking van mikroorganismen overgaan in humus en dergelijke producten.

Maar wanneer de mensch den bodem bezigt voor de kultuur van welke gewassen ook, doet hij dit, om daarvan een oogst te krijgen en hij zal dus aan dien bodem een zeker aantal anorganische stoffen onttrekken, die in den oogst worden weggevoerd. Zoo is berekend, dat een enkele graanoogst per Hektare aan den bodem onttrekt 200—300 K.G. anorganische stoffen, waarvan de helft N is. In korten tijd zal men zulk een grond dus kunnen uitputten, zoodat de planten alleen nog maar kunnen leven, van hetgeen door verweering beschikbaar komt.

Ten einde die uitputting te voorkomen, kan men den bodem een tijd laten braak liggen en dan het opgeschoten onkruid onderploegen; zoo iets gebeurt daar, waar men over onboperkte terreinen kan beschikken, b.v. bij de suikerrietkultuur in Suriname. Of men kan wisselbouw toepassen, omdat niet alle planten van de verschillende anorganische stoffen evenveel noodig hebben. Maar afdoende helpt dat hier niet, want alle gewassen hebben veel P noodig, die betrekkelijk weinig in elken grond voorkomt. Daarom moet dus, vooral bij eenigszins intensieve kultuur, gebruik gemaakt worden van meststoffen, d.w.z. men moet de noodige voedingsstoffen weer aan den grond toevoegen. Ten deele worden daarvoor natuurlijke meststoffen gebezigd, zooals stalmest, compost, enz., ten deele is vooral in de laatste 100 jaar, op het voetspoor van Liebig, gebruik gemaakt van kunstmeststoffen, zooals de kalizouten van Stassfurt (kaïniet enz.), superphosphaat en thomasphosphaat als

P-houdende mest en chilisalpeter en zwavelzure ammoniak als N-houdende mest.

De bemestingsvraagstukken zullen hier niet verder beproken worden, daar zij in een leerboek over algemeene plantkunde niet op hun plaats zijn. Alleen is het wellicht goed nog enkele korte opmerkingen daarover te maken. De mogelijkheid om een grond zoodanig te bemesten, dat de invloed van dien mest zich nog gedurende langen tijd doet gevoelen, berust op het absorptievermogen van den bodem. Wanneer men een oplossing van indigocarmijn door een trechter met grond filtreert, zal de kleurstof geheel worden teruggehouden en de vloeistof loopt helder door. Ditzelfde is het geval, wanneer men verdunde zoutoplossingen bezigt, met dien verstande, dat niet alle zouten in dezelfde mate geäbsorbeerd worden. Het allerminst geschiedt dit met nitraten en dat is een van de redenen, waarom men in streken met overvloedige regens liever geen nitraat als stikstofmest bezigt; daarom dus wordt chilisalpeter ($NaNO_3$) op Java liever niet gebruikt, wel zwavelzure ammoniak.

In de tweede plaats moet er op gewezen worden, dat men voorzichtig moet zijn met het maken van algemeene gevolgtrekkingen en de toepassing daarvan voor elke streek op aarde, wanneer men de locale omstandigheden niet kent. Zoo werd op Java bij bemestingsproeven met het suikerriet gevonden, dat meestal alleen stikstofmest een gunstig resultaat had. Sommigen in Europa meenden nu den opzet van die proeven te moeten veroordeelen, omdat dit resultaat niet in overeenstemming was met de waarnemingen, in meer gematigde gewesten verkregen. Toch bleek later, dat het feit, voor Java vermeld, volkomen juist was waargenomen; het is een gevolg van de bevloeiing der rijstvelden (waarop later het suikerriet geteeld wordt) met slibhoudend water en dit slib bevat de noodige K en P, niet alleen voor den rijstoogst, maar ook voor het suikerriet, dat er daarna op gekweekt wordt

Een punt, dat in verband met het opnemen van voedsel ook nog even ter sprake moet komen, is, dat er sommige planten zijn, die alleen op een bepaalden bodem worden aangetroffen. Ten deele hebben wij hierop reeds vroeger gewezen, toen wij o.a. de zoutplanten noemden, die een bodem noodig hebben, waar NaCl in voorkomt. Maar er zijn ook planten bekend, die men meer in het bizonder op kalkhoudenden grond aantreft en andere,

die sterk kalkhoudende gronden vermijden. Men kan in Zuid-Limburg dit onderscheid zeer duidelijk waarnemen en b.v. den en brem en vingerhoedskruid op kalkarme gronden zien verschijnen. Onder de lagere planten mijden b.v. de veenmossen (*Sphagnum*) en de *Desmidiaceae* de kalkhoudende gronden.

Wanneer men zulke *kalkschuwe* planten gaat kweeken in een grond, die kalk bevat, blijkt het, dat zij daar toch wel in kunnen groeien. Het schijnt dan ook meer een vraag van concurrentie te zijn; zij leggen het af in den strijd om het bestaan tegenover de planten, voor wie veel kalk in den bodem gunstig op de ontwikkeling inwerkt.

Men kan nu ook nog de vraag stellen, of deelen van hoogere planten, die zich buiten den grond bevinden, in staat zijn water op te nemen. Vooreerst kan men dit vragen voor luchtwortels. Zooals wel haast vooruit te verwachten was, zijn deze in staat water te absorbeeren. Somtijds kunnen zij dit zelfs in hoogere mate doen dan bodemwortels. Dat geldt voor die gevallen, waar een *velamen* aanwezig is, waaromtrent vroeger bij de behandeling van de morphologie reeds het noodige gezegd is.

Zijn bladen ook in staat water op te nemen? Uit oude proeven van HALES is gebleken, dat zij dit vermogen niet geheel missen, waarbij men dan weer onderscheid moet maken tusschen zulke bladen, die door het water bevochtigd kunnen worden, en andere, die ten gevolge van het voorkomen van een waslaag in water niet nat worden.

Iedereen weet trouwens wel, dat bladen, die door water bevochtigd worden, in staat zijn water op te nemen. Laat men een blad verwelken, dan wordt het veel sneller weer frisch, wanneer men het geheel onder water dompelt, dan wanneer het alleen met den bladsteel in water gezet is.

Dat deze watervoorziening echter meestal niet voldoende is, kan blijken uit een merkwaardige proef, waarbij men een tak van den wijnstok met zijn top in water plaatst. De oudere bladen verliezen dan water door verdamping en onttrekken dit aan de jongere; hoewel deze in water staan, kunnen zij het geleden verlies niet voldoende aanvullen en zij worden dus in het water slap.

Toch zijn er sommige epiphyten, die hun water uitsluitend

met hun bladen opnemen; ik bedoel de *Bromeliaceae*. De groote meerderheid daarvan leven epiphytisch en zitten dan als bladrozetten op de takken der boomen in tropisch Amerika; in Suriname worden zij bestempeld met den naam boomananassen. Vooral in het geslacht *Tillandsia* zitten de soorten met kleine hechtworteltjes vast, die heelemaal geen water meer opnemen; de wateropname geschiedt door de bladen, die bedekt zijn met waterabsorbeerende schubben. Het sterkst uitgesproken is dit bij *Tillandsia usneoides*, waarvan de schubben afgebeeld zijn in fig. 145 en in doorsnede in fig. 146. Deze plant kan het geheel en al zonder wortels stellen; zij hangt dan ook los in de takken der boomen. Door de schubben bezit zij een grijze tint, waardoor de lange sluiers, die van de boomen hangen, aan het baardmos van het hooggebergte herinneren (*Usnea barbata*). De plant is in staat, zóó geringe hoeveelheden water op te nemen, dat zij ook buiten de vochtige tropen wordt aangetroffen, o.a. in de Vereenigde Staten in zulke hoeveelheden voorkomt, dat zij uitgevoerd wordt voor kussenvulling.



Fig. 146. Schub van Tillandsia usneoides in doorsnede; de inhechting aan de epidermis van het blad is zichtbaar; daar vindt men ook levende cellen, die het water kunnen absorbeeren, dat capillair in de doode cellen van de schub wordt ingezogen. Vergr. 136.

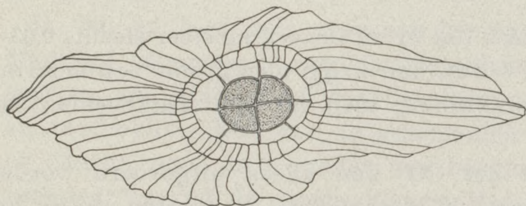


Fig. 145. Schub van Tillandsia usneoides. Vergr. 135.

Men zou neiging hebben te meenen, dat ondergedoken waterplanten in staat zijn met hun geheele oppervlak water op te nemen. Wellicht is dit bij lagere planten ook wel het geval, maar men heeft kunnen aantoonen, dat onder de hoogere alleen bepaalde plekken van de ondergedoken deelen tot wateropname in staat zijn; men heeft die plekken zelfs met een afzonderlijken naam, *hydropoten,* bestempeld.

Wanneer men van de lagere planten opklimt naar de hoogere,

ziet men bij de mossen het eerst een soort arbeidsverdeeling optreden, zoodat er bepaalde deelen voor de waterabsorptie zorg dragen; dit zijn echter nog geen echte wortels, maar *rhizoiden*. De mossen zijn dan ook half en half aangepast aan een waterleven. Pas bij de *Pteridophyten* treden de echte landplanten op en dit is mogelijk geworden door de ontwikkeling van waterabsorbeerende wortels.

§ 9. ALGEMEENE BESCHOUWINGEN OVER DE KOOLSTOFVOEDING DER GROENE PLANT.

Iedereen weet, dat planten voor een groot deel uit koolstofverbindingen bestaan; ongeveer 50 % der droge stof is C. Trouwens de organische chemie, die zich bezig houdt met de stoffen van plant en dier, is de chemie der C-verbindingen. Toch kan men groene planten in waterkultuur opkweeken, zonder dat men eenig spoor van een C-verbinding aan de voedingsoplossing heeft toegevoegd.

De verklaring van dit merkwaardige verschijnsel is door INGENHOUSZ gegeven, die aantoonde, dat de plant zich voedt met het CO_2 van de atmosfeer en dat bij deze *koolzuurassimilatie* zuurstof wordt afgegeven, terwijl het proces alleen plaats heeft in het licht.

Wanneer men bedenkt, dat er in onze atmosfeer slechts 0,03—0,04 % CO_2 gevonden wordt, dan krijgt men groote bewondering voor den durf van INGENHOUSZ, toen hij zijn denkbeelden het eerst uitsprak.

Die assimilatie van het CO_2 kan alleen uitgevoerd worden door de groene planten, of beter door de planten, die in het bezit zijn van bladgroen, al of niet gebonden aan of verdekt door andere kleurstoffen; d.w.z., dat ook de bruine en roode wieren en de *Cyanophyceae* hiertoe in staat zijn. In al die gevallen maakt dus de plant haar eigen organisch voedsel uit anorganische stof. Men noemt zulke planten *autotrophe* gewassen.

Daartegenover staan de *heterotrophe* planten, die zich alleen met organische stoffen kunnen voeden en die dus afhankelijk zijn van de aanwezigheid van andere levende wezens. Deze zullen pas in een latere § besproken worden.

Wil men weten, hoeveel CO_2 de groene planten aan de atmosfeer

onttrekken, dan kan men aannemen, dat in ons klimaat per Hektare en per jaar ongeveer 7000—8000 K.G. organische stof wordt vastgelegd. Men heeft berekend, dat in Beijeren 1 Hektare bosch per jaar noodig heeft 11000 K.G. CO_2 en dat de totale boschoppervlakte van dat land per jaar vastlegt 3×10^{10} K.G. CO_2.

Wanneer men nu bedenkt, dat die hoeveelheid staat tegenover een totale in de atmosfeer aanwezige hoeveelheid, die berekend is op 3×10^{15} K.G. CO_2, dan zal men wel inzien, dat de geheele plantenwereld op aarde een zoodanige koolzuurassimilatie moet vertoonen, dat de totale verbruikte hoeveelheid CO_2 niet in het niet verzinkt tegenover alles, wat op aarde voorkomt.

Een berekening is natuurlijk niet mogelijk en evenmin kan men schatten, wat er door de ademhaling van dieren en planten weer in de atmosfeer terecht komt. Alleen laat zich uitrekenen, dat de menschen door hun ademhaling per jaar leveren 4×10^{11} K.G. CO_2, dus ook dit is geen geheel te verwaarloozen factor tegenover de geheele hoeveelheid. Eén ding laat zich wel zeggen en dat is, dat, zoover men heeft kunnen nagaan, de samenstelling van de atmosfeer, wat het CO_2-gehalte betreft, in historische tijden onveranderd is gebleven. Daaruit volgt dus, dat er ongeveer evenveel CO_2 bij de koolzuurassimilatie verbruikt moet worden, als er bij ademhaling en de verbranding in de atmosfeer terug komt.

Ik wil er hier nog even aan herinneren, dat de bladgroenkleurstof gebonden is aan chromatophoren en dat naast de twee soorten van chlorophyl daarin altijd ook voorkomen carotine en xanthophyl. Men kan ze gezamenlijk uittrekken met alcohol en daarna door te schudden met benzine een scheiding teweeg brengen, waarbij de groene kleurstoffen in de benzine zijn overgegaan, terwijl de gele in den alcohol zijn gebleven.

Wij zullen later zien, dat bij de koolzuurassimilatie in de plant stoffen ontstaan met een grooter chemisch arbeidsvermogen, dan aan het opgenomen CO_2 eigen was. Men heeft kunnen aantoonen, dat het de energie van het zonlicht is, die bij dit proces wordt vastgelegd. Er vindt dus een synthese van organische stoffen plaats onder den invloed van het zonlicht; men spreekt dan ook van *photosynthese*, wanneer men de koolzuurassimilatie onder dit gezichtspunt beschouwt. Niet alle autotrophe planten verkrijgen echter op deze wijze hun arbeidsvermogen; er zijn

er ook, die dit door chemische omzettingen weten te verwerven. Daar kan dus de synthese van organische stoffen plaats hebben bij afwezigheid van licht, uitsluitend onder den invloed van chemische omzettingen; men spreekt dan van *chemosynthese*. Dit proces zal in een afzonderlijke § behandeld worden en wanneer hier van autotrophe planten sprake is, worden daaronder stilzwijgend voorloopig alleen zulke verstaan, die photosynthetisch assimileeren.

§ 10. Gaswisseling en assimilatie.

De gaswisseling bij de koolzuurassimilatie is het gemakkelijkste waar te nemen bij waterplanten. Brengt men een spruit van de waterpest (*Elodea*) in water, waarin voldoende CO_2 is opgelost, dan ziet men in het licht een voortdurende gasontwikkeling, die zich zichtbaar maakt door een stroom van belletjes (zie fig. 147).



Fig. 147. Bakje met CO_2-houdend water, waarin takjes van Elodea canadensis aan het zonlicht zijn blootgesteld; de bij de assimilatie gevormde zuurstof ontwijkt in bellen uit de sneevlakten van de afgesneden stengels.

Vangt men deze belletjes op in een reageerbuisje, dan kan men gemakkelijk aantoonen, dat het afgescheiden gas zuurstof is. De geringe oplosbaarheid van de zuurstof in vergelijking met het koolzuur maakt, dat het eerste gas in bellen ontwijkt, terwijl het CO_2 opgelost was.

Men kan verder gemakkelijk aantoonen, dat er geen O_2-ontwikkeling plaats heeft, wanneer men het licht afsluit, terwijl die dadelijk weer begint, zoodra er licht op de plant valt. In de tweede plaats ziet men ook geen gasontwikkeling, wanneer men de waterpest brengt in uitgekookt water; voert men daar dan een stroom CO_2 door, dan begint de gasontwikkeling spoedig weer.

Terwijl waterplanten zich het gemakkelijkst leenen voor demonstratie van het verschijnsel, kan men het bij landplanten nauwkeuriger, ook kwantitatief, bestudeeren. Daartoe laat men een gasmengsel van bepaalde samenstelling over een groene plant strijken en analyseert het weer, nadat het de plant gepasseerd is, waarbij men dan willekeurig licht of duisternis op de plant kan laten inwerken. Minder goed kan men de assimilatie bepalen, door een plant in een afgesloten luchtvolume te brengen, waarvan men de samenstelling kent en dan na eenigen tijd de samenstelling van dit gasmengsel nogmaals te onderzoeken.

Het resultaat, waartoe men komt, is, dat het volume van het opgenomen CO_2 gelijk is aan dat van de afgegeven O_2. En daar volgens de wet van Avogadro gelijke volumina van verschillende gassen onder overeenkomstige omstandigheden een gelijk aantal moleculen bevatten, kan men het óok zoo uitdrukken, dat op elk molecuul CO_2, dat opgenomen wordt, afgegeven wordt één molecuul O_2. Of nog anders weergegeven, kan men zeggen, dat het er uitziet, alsof van het opgenomen CO_2 alle zuurstof wordt afgegeven, terwijl alleen de koolstof in de plant achterblijft. Het spreekt van zelf, dat die koolstof niet als zoodanig in de plant blijft, maar in verbinding; dat komt echter in een volgende § nader ter sprake.

Wil men de sterkte van de koolzuurassimilatie meten, dan kan men dit uitvoeren door te bepalen de hoeveelheid opgenomen CO_2, de hoeveelheid gevormd assimilaat, of eindelijk de hoeveelheid afgegeven O_2. De ervaring heeft geleerd, dat de laatste methode het eenvoudigste is in de toepassing. Behalve door de zuurstof direct op te vangen, kan men daarbij nog op andere wijze te werk gaan. Op eenigszins ruwe wijze geschiedt dit door bij waterplanten het aantal bellen, dat in een bepaald tijdsverloop wordt gevormd, te tellen. Daarentegen is een zeer nauwkeurige methode uitgewerkt door Engelmann, waarbij zuurstofgevoelige bacteriën als reagens gebezigd worden.

Er bestaan namelijk bacteriën, die men o.a. in rottend vleesch kan aantreffen, die zich snel bewegen in een vloeistof, welke zuurstof bevat, maar die tot rust komen in een O-vrije ruimte. Legt men een druppel water met die organismen onder een dekglas, dat men aan den rand zorgvuldig heeft afgesloten, dan zullen de bacteriën bij hun ademhaling de zuurstof opgebruiken en zoo-

doende tot rust komen. Laat men nu in de vloeistof op de een of andere wijze zuurstof ontwikkelen, dan begint de beweging daar dadelijk weer en de bacteriën bewegen zich bovendien naar die zuurstofrijke plekken toe. Men heeft kunnen berekenen, dat deze kleine plantjes zoo buitengewoon gevoelig zijn, dat men er de aanwezigheid van één molecuul O mee kan aantoonen.

Nu kan voor de zuurstofontwikkeling gebruik gemaakt worden van een groene plantencel, die men in het licht brengt en die dan dadelijk omzwermd wordt door een groote hoeveelheid bacteriën. Laat men slechts op een klein plekje van de cel licht vallen, dan blijkt alleen dáár zuurstofontwikkeling plaats te hebben. Ja, men kan zelfs nog verder gaan en, gebruik makende van cellen van wieren, die groote chloroplasten bezitten, het licht de eene maal werpen op een chloroplast, de andere keer op een deel van de cel, waar geen chloroplasten gelegen zijn. Alleen in het eerste geval vindt ophooping van bacteriën, dus zuurstofontwikkeling plaats. M.a.w. het licht moet juist op de groene chromatophoren vallen, wil er CO_2-assimilatie plaats hebben.

Engelmann heeft van zijn bacteriënmethode gebruik gemaakt om de vraag te beantwoorden, welken invloed monochromatisch licht van verschillende golflengte op de CO_2-assimilatie heeft. Daarvoor werd op een draad van een wier een spectrum geworpen en nu onderzocht, in welke deelen van dit spectrum ophooping van bacteriën plaats had. Hij vond, dat dit geschiedde in het rood tusschen de Frauenhofersche lijnen B en C bij een golflengte van ongeveer 0,68 μ en in mindere mate in het blauw, indigo en violet. Door regeling van de spleetwijdte van zijn spectroscoop was hij zelfs in staat te meten, hoe sterk de zuurstof-afscheiding is in de verschillende spectraalzones. Dat voerde hem tot een kromme, die in fig. 148 is weergegeven. Daar vindt men op de X-as afgezet de verschillende golflengten van het licht en ter orienteering zijn daarbij de Frauenhofersche lijnen B tot G aangegeven. Als ordinaten zijn genomen de grootte van de assimilatie in de verschillende spectraalzones, terwijl de toppen van die ordinaten verbonden zijn door een getrokken lijn. Men kan daaruit hetzelfde lezen, wat zooeven in woorden is gezegd. Maar daarnaast is in de figuur nog een andere lijn opgenomen. Het absorptiespectrum van chlorophyl is er namelijk bij geteekend; laat men wit licht door een bladgroenoplossing vallen,

dan worden bepaalde stralen geabsorbeerd, ten gevolge waarvan het doorvallende licht op ons oog den indruk maakt van groen. Ontleedt men dit groene licht met behulp van een spectroscoop, dan blijkt, dat er een gedeelte van het rood weg is en wel tusschen de Frauenhofersche lijnen B en C; bovendien is er een sterke absorptie in het blauw, indigo en violet. De gestippelde lijn geeft dit absorptiesprectum weer en wel zoodanig, dat de lijn stijgt bij sterkere absorptie en daalt, naarmate er meer licht wordt

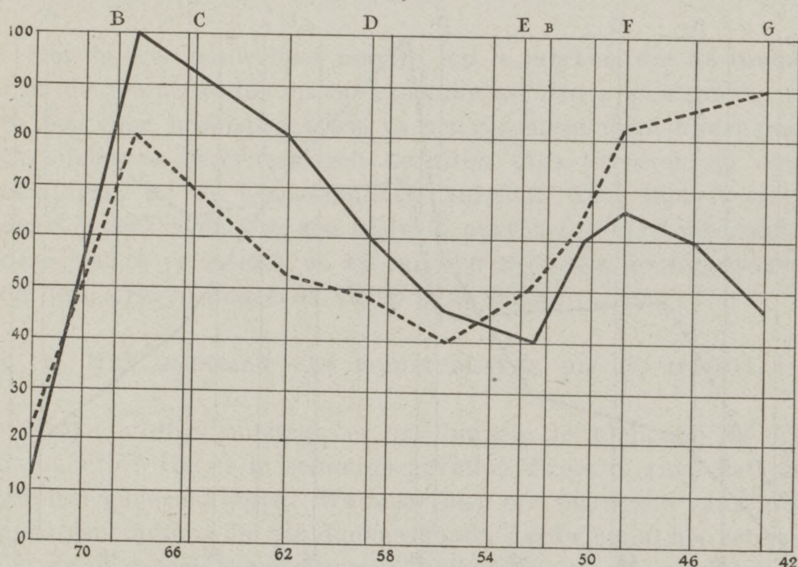


Fig. 148. Schema om een voorstelling te geven van het verband tusschen de grootte van de lichtabsorptie en van de CO_2-assimilatie door groene cellen in licht van verschillende golflengte. Op de X-as zijn de golflengten aangegeven, nog nader verduidelijkt door de aanduiding van de Frauenhofersche lijnen B tot G. De getrokken lijn geeft de grootte van de assimilatie, de gestippelde die van de absorptie aan. Volgens ENGELMANN.

doorgelaten. Een vergelijking van de beide lijnen vertoont een groote overeenstemming, die alleen in het violet iets minder groot is. Er mag dus wel de gevolgtrekking worden gemaakt, dat de koolzuurassimilatie plaats heeft in die lichtstralen, die door het chlorophyl geabsorbeerd worden.

Wanneer over de gevormde producten gesproken wordt, zal er gelegenheid zijn nog eens op dien samenhang terug te komen. Nu wensch ik er op te wijzen, dat de wieren, die anders gekleurd zijn dan groen, natuurlijk ook een andere absorptie

van het licht vertoonen. Zoo is het dus met de *Phaeophyceae*, de *Rhodophyceae* en de *Cyanophyceae*. Voor de twee laatstgenoemde groepen van lagere organismen is nu op dezelfde wijze aangetoond, dat ook daar de CO_2-assimilatie alleen plaats heeft in licht, dat geabsorbeerd wordt.

Als voorbeeld geef ik hier nog het resultaat van het onderzoek der roode wieren; de fig. 149 laat zien, dat de maximum-absorptie in het geelgroen volkomen samenvalt met de maximum-zuurstofafscheiding.

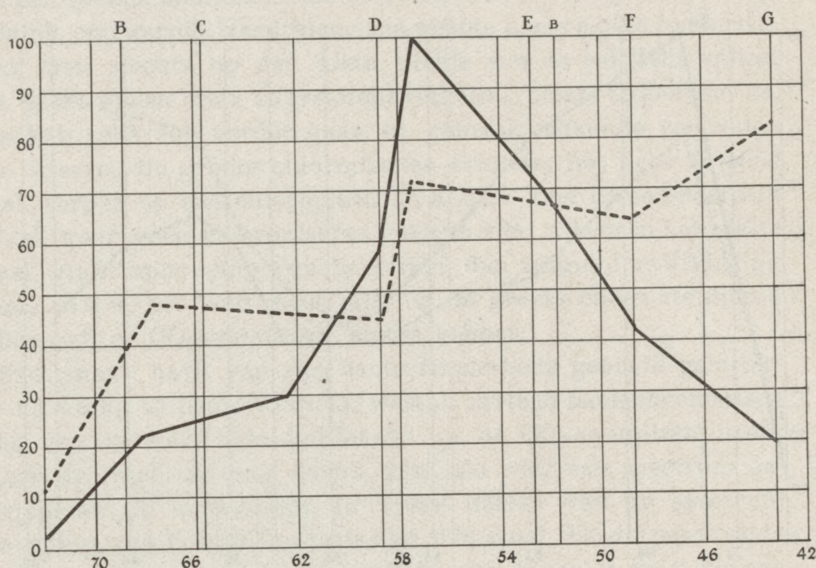


Fig. 149. Soortgelijke figuur als fig. 148, maar nu voor de roode cellen der Florideae. Het maximum van assimilatie en absorptie is verschoven naar het groen. Volgens ENGELMANN.

Het is dan ook zeer begrijpelijk, dat men op eenigszins aanzienlijke diepte in zee, dus b.v. op 100—200 M., waar nog alleen groen en blauw licht doordringt, uitsluitend roode wieren aantreft en dat groene wieren daar niet kunnen bestaan.

Overigens is de rol van het chlorophyl bij de CO_2-assimilatie nog zeer weinig opgehelderd. In den laatsten tijd is door WILLSTAETTER een hypothese opgesteld, dat bij die assimilatie behalve het chlorophyl ook een katalytisch werkende stof een rol zou vervullen, die o.a. bij afgevallen bladen niet steeds

aanwezig zou zijn, ten gevolge waarvan zij dan niet zouden assimileeren, terwijl zij dit weer wel zouden doen, wanneer die stof geregenereerd is, zooals bij de wilde wingerd, wanneer men de roode afvallende bladen gedurende een dag in een warme, vochtige ruimte plaatst. Ook veronderstelt WILLSTAETTER, dat het chlorophyl een onbestendige verbinding met het CO_2 aangaat, die onder den invloed van den genoemden katalysator uiteen zou vallen, waarbij dan O_2 vrij zou komen.

Het is wel nauwelijks noodig, op te merken, dat de invloed van de temperatuur op de koolzuurassimilatie zoodanig is, als in § 5 voor levensprocessen in het algemeen werd uiteengezet. De nieuwere beschouwingen berusten zelfs ten deele op waarnemingen, bij de CO_2-assimilatie verricht. Toch zijn de cijfers daarbij verkregen nog zoo klein in aantal, dat het beter schijnt, deze niet te vermelden en bij een van de andere levensprocessen op deze vragen nog eens nader in te gaan.

§ 11. HET ONTSTAAN VAN KOOLHYDRATEN BIJ DE ASSIMILATIE.

Welke stoffen ontstaan er nu binnen de plant bij de CO_2-assimilatie? Het is in sommige gevallen direct te zien, dat dan zetmeel gevormd wordt. Wanneer men b.v. een draad van *Spirogyra* een tijdlang in het donker houdt, verdwijnt al het zetmeel, dat er in de cel aanwezig was, volkomen, zooals men gemakkelijk met een Jodiumoplossing kan aantoonen. Wordt nu een dergelijke draad in CO_2-houdend water in het licht gebracht, dan ziet men reeds na enkele minuten kleine zetmeelkorreltjes in de chromatophoren optreden, iets wat niet geschiedt, wanner men dezelfde proef doet in water, dat geen CO_2 bevat of wanneer men den draad in het duister houdt. Dus met de assimilatie van het CO_2 gaat hier dadelijk gepaard vorming van zetmeel.

Ook bij hoogere planten is hetzelfde aan te toonen, zij het ook niet zoo dadelijk. De aanwezigheid van zetmeel kan dan met behulp van het mikroskoop worden gedemonstreerd, maar gemakkelijker gaat dit met behulp van de zoogenaamde Jodiumproef van SACHS.

Om die proef uit te voeren, worden de bladen eerst even in kokend water gedood, waardoor tevens verschillende in water

oplosbare stoffen er uit getrokken worden. Daarna wordt behandeld met warmen alcohol, zoodat het chlorophyl er uit wordt opgelost, ten gevolge waarvan het blad geheel kleurloos moet worden. Vervolgens wordt het blad gelegd in een verdunde jodiumoplossing, die een lichtbruine tint moet bezitten. Dan kleurt het zetmeel zich blauw en daarmede neemt het geheele blad die tint aan en wel zoodanig, dat aan de kleur te zien is, of er veel of weinig zetmeel in het blad voorkomt. Men kan alle mogelijke tinten aantreffen tusschen nauwelijks blauw en zwart toe. Men bezit hierin dus een gemakkelijk middel om te beoordeelen, of zetmeel gevormd is en zoo ja, hoeveel.

Men kan nu met behulp van de Jodiumproef aantoonen, dat, wanneer men een blad een tijd lang in het donker houdt, het zetmeel totaal daaruit verdwijnt. Daarvoor is het maar noodig een stuk van den top af te snijden en na te gaan, of daarin zetmeel voorkomt. Wanneer vervolgens het verdere blad in een CO_2-houdende atmosfeer aan het licht wordt blootgesteld, ziet men al spoedig zetmeelkorrels optreden.

Daarvoor is dan echter de aanwezigheid van CO_2 noodzakelijk, en niet alleen dat, maar het CO_2 moet ook juist ter beschikking staan van dat deel van het blad, waarin het zetmeel gevormd moet worden. Houdt men een stuk van het blad in een koolzuurvrije ruimte, dan blijkt daar geen zetmeel ontstaan te zijn.

Niet alleen moet er CO_2 zijn, maar dit moet ook in het blad kunnen binnendringen en nu kan men gemakkelijk aantoonen, dat dit door de huidmondjes geschieden moet. Wanneer men 1 dl. was samensmelt met 3 dl. cacaoboter, dan verkrijgt men een mengsel, dat iets boven 30° C. nog vloeibaar is en dat men dus zonder schade voor de plant in gesmolten toestand op de epidermis kan strijken. Koelt die opperhuid daarna af, dan zit er een laagje overheen, dat geen gassen doorlaat. Men kiest voor de proef een blad, dat alleen aan de onderzijde huidmondjes bezit, zooals er zoo vele voorkomen. Bestrijkt men nu de eene helft van het blad aan de bovenzijde met het genoemde mengsel en de andere bladhelft aan den onderkant, dan kan men na blootstelling aan het licht constateeren, dat alleen die helft zetmeel gevormd heeft, waar de bovenkant gesloten was geworden. M. a. w. het zijn de huidmondjes, waardoor het CO_2 binnendringt in het blad.

Nog op een andere wijze laat zich hetzelfde bewijzen. Men kan namelijk aantoonen, dat verwelkende bladen (wier huidmondjes gesloten zijn) niet assimileeren, terwijl dit niet een gevolg kan zijn van het verwelkt zijn op zichzelf, omdat de zetmeelvorming wel waargenomen wordt rondom insnijdingen, die men kunstmatig aan dergelijke bladen heeft aangebracht.

Met behulp van de Jodiumproef kan men ook bewijzen, dat het licht op de plaats zelf van het blad moet inwerken, wil er

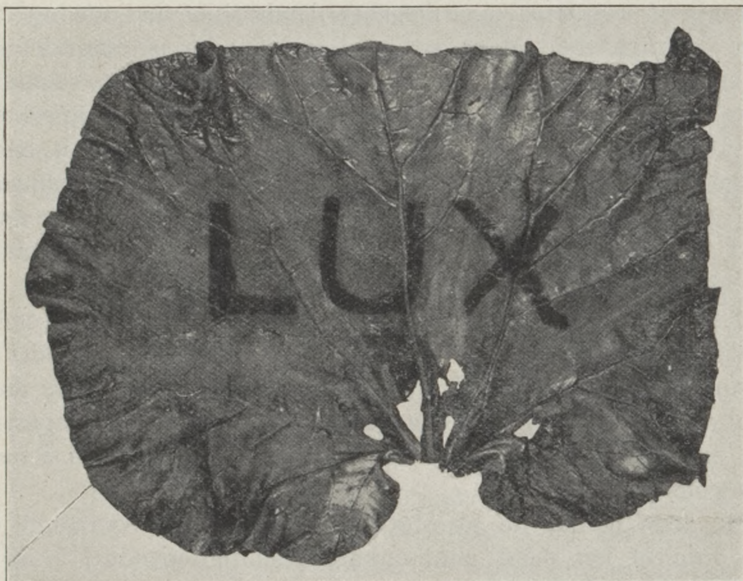


Fig. 150. Blad van rhabarber, dat bedekt geweest is door een kartonnen schijf, waarin de letters LUX waren uitgesneden en dat daarna aan het licht is blootgesteld geworden. Vervolgens is de Jodiumproef van Sachs toegepast, waarbij blijkt, dat alleen op de door het licht getroffen plekken zetmeel gevormd is, zoodat het woord LUX duidelijk waarneembaar is.

daar zetmeel gevormd worden. Men bedekt daarvoor een blad met een metalen plaat, waarin men letters heeft uitgesneden; laat men dan het licht gedurende eenigen tijd inwerken, en onderwerpt het blad nu aan de Jodiumproef, dan vindt men de letters blauw op een geel fond terug, zooals in fig. 150 is aangegeven.

Het is te begrijpen, dat men ook getracht heeft een spectrum op een blad te werpen en dan met behulp van de Jodiumproef

na te gaan, in welke deelen van het spectrum het meeste zetmeel gevormd werd. Die proeven zijn pas in den laatsten tijd goed gelukt; zij gaven in het algemeen hetzelfde resultaat als de waarnemingen omtrent de afgegeven zuurstof, maar zij leerden nog iets meer. Wanneer men namelijk zeer sterk licht gedurende langen tijd op een blad laat inwerken, blijken ook die stralen, die anders onwerkzaam zijn, tot zetmeelvorming geleid te hebben. Dat is begrijpelijk, omdat ten slotte toch ook de andere stralen wel min of meer worden geabsorbeerd, misschien met uitzondering van de infraroode. Maar wat veel opvallender is, men ziet dan tevens, dat de werking van die stralen, die het sterkst geabsorbeerd worden, nu veel geringer is, zoodat het verschijnsel min of meer omgekeerd is geworden. Deze waarnemingen herinneren sterk aan de solarisatie- of overbelichtingsverschijnselen van een fotografische plaat en zij geven dus naar analogie daarmede aanleiding, te denken aan een soortgelijke chemische werking van de lichtstralen.

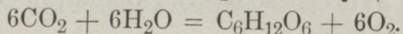
Eindelijk kan de Jodiumproef ook nog dienst doen om te bewijzen, dat deelen, die niet groen zien, geen zetmeel vormen, wanneer zij aan het licht worden bloot gesteld. Men kan daarvoor witbonte bladen nemen en hierbij de Jodiumproef toepassen; het zal dan blijken, dat alleen op de groene plekken zetmeel gevormd is.

Dit alles maakt de gevolgtrekking wel gerechtvaardigd, dat het zetmeel het eerst aantoonbare assimilatieproduct is bij de CO_2-assimilatie. Dat wil niet zeggen, dat er niet eerst meer eenvoudige verbindingen ontstaan. Men kan b.v. gemakkelijk aantoonen, dat bladen uit d-glucose zetmeel kunnen maken en dat zij dit ook in het donker doen. Daartoe worden bladen, die men, door ze in het donker te houden, van hun zetmeel beroofd heeft, op een glucose-oplossing gelegd onder afsluiting van het licht. Na eenige dagen kan men aantoonen, dat er in de chromatophoren zetmeel is ontstaan.

Men mag dus wellicht aannemen, dat aan de vorming van zetmeel, ook bij de CO_2-assimilatie, het ontstaan van glucose voorafgaat. Er zijn trouwens een aantal bladen, die het nooit verder brengen dan tot de vorming van glucose; men vindt dit verschijnsel vooral bij voorjaarsplanten, zooals het sneeuwklokje en de lisch. Het blijkt dan echter, dat men, door deze bladen

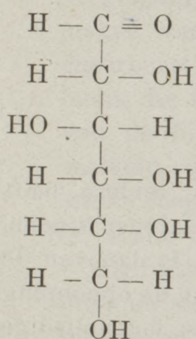
op een sterke glucose-oplossing te leggen, toch nog wel zetmeelvorming kan verkrijgen, ook al doet zich die in de natuur niet voor. Er zijn echter sommige andere planten, waar het nog nooit gelukt is, zetmeel te doen ontstaan, zooals de gewone ui (*Allium Cepa*).

Men kan zich de vorming van de glucose bij de CO_2-assimilatie gemakkelijk voorstellen op deze wijze, dat



$$6CO_2 + 6H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6O_2.$$

Het spreekt wel van zelf, dat die glucose niet het eerst gevormde assimilatieproduct kan zijn; trouwens het blijkt, dat door bladen ook uit andere suikers, zelfs uit glycerine zetmeel gevormd kan worden. Er is ook een theorie opgesteld, die zegt, dat aan de vorming van zetmeel het ontstaan van saccharose is voorafgegaan. Intusschen, een bespreking van dergelijke nog weinig vaststaande theorieën zou ons veel te ver voeren. Slechts één enkele hypothese moet hier nog even genoemd worden, omdat men die in alle boeken vermeld vindt. Ik bedoel de hypothese van BAYER, dat het eerst ontstane assimilatieproduct in de plant zou zijn het formaldehyde, dus H . COH. Dit zou zich dan polymeriseeren tot suikers, b.v. tot d-glucose:



Een bezwaar tegen deze hypothese is niet zoozeer, dat men tot nu toe het H . COH niet in de plant heeft kunnen aantoonen, daar het immers zeer goed denkbaar is, dat het dadelijk bij zijn ontstaan verder wordt omgezet; maar wel, dat het niet met zekerheid gelukt is, een plant er toe te brengen, uit het formaldehyde een suiker te vormen. De proeven, die vermelden, dat dit wel gelukt is, zijn m.i. niet volkomen bewijzend.

Bestaat er een middel om de hoeveelheid der gevormde assimilaten te bepalen? Men kan natuurlijk nagaan, hoeveel CO_2 is opgenomen in een bepaald tijdsverloop, maar wij zullen zoo dadelijk uit eenige cijfers zien, dat men op die wijze steeds waarden krijgt, die te laag zijn, omdat uit een stroom lucht, die over een plant gevoerd wordt, altijd minder CO_2 wordt opgenomen dan uit de vrije atmosfeer. Hetzelfde geldt dus ook voor de bepaling van de afgegeven hoeveelheid O_2.

Maar men kan anders te werk gaan en trachten de hoeveelheid

gevormde assimilaten te wegen. Daarvoor wordt gebruik gemaakt van de waarneming van SACHS, dat twee bladstukken van gelijk oppervlak, die op hetzelfde oogenblik ter weerszijden van de middelnerf van hetzelfde blad gesneden worden, hetzelfde drooggewicht bezitten. Bij dit uitsnijden moet men dan alleen de voorzorg nemen, dat men zoo weinig mogelijk nerven meesnijdt, daar deze het resultaat vertroebelen. Men maakt voor dergelijke proeven gebruik van een soort van bladknippers, zooals er een in fig. 151 is afgebeeld.

Doet men nu de proef zoo, dat de stukken van de eene helft van een blad gesneden worden 's morgens bij zonsopgang, dus

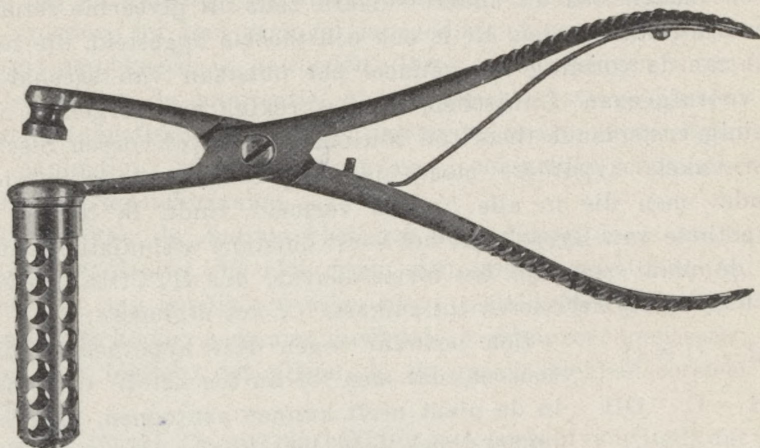


Fig. 152. Bladknipper.

voordat het blad nog geassimileerd heeft, de andere helft daarentegen 's avonds tegen zonsondergang, dan zal men vinden, dat het drooggewicht van deze laatste hooger is dan van de eerstgenoemde. Dat verschil is toe te schrijven aan de ophooping van assimilaten in het blad, maar het geeft niet het volledige beeld van de assimilatie. Immers, er zijn ook stoffen in het blad terecht gekomen, die uit de wortels werden opgenomen; intusschen, die hoeveelheid is zoo gering, dat men ze wel mag verwaarloozen. Niet te verwaarloozen is daarentegen, hetgeen gedurende den dag verloren is gegaan door de ademhaling; men kan dit eenigszins schatten, door het blad een tijd lang in donker te laten ademen, of door het eenigen tijd in chloroformdamp te brengen, waarin de CO_2-assimilatie stilstaat, maar de ademhaling

doorgaat. Wat men echter niet nauwkeurig kan weten, is, hetgeen gedurende den dag aan voedingsstoffen het blad verlaat. Dus ook op deze wijze is slechts een globale berekening mogelijk.

Ten slotte is men van deze laatste foutenbron af, wanneer men het geheele drooggewicht van een plant bepaalt en dit vergelijkt met hetzelfde gewicht van een overeenkomstige plant, die in een vroeger ontwikkelingsstadium is en wanneer men dan rekening houdt met de verademde stoffen.

Welke cijfers werden nu volgens die verschillende methoden verkregen? Voor de toename in drooggewicht van een pronkboon (*Phaseolus multiflorus*) in 48 dagen werd gevonden 5,836 gr. en voor een zonnebloem (*Helianthus annuus*) 29,806 gr. Na omrekening per vierkanten Meter bladoppervlak per 10 uur en onder optelling van het verlies door de ademhaling geleden, wordt dit 3,413 gr. en 5,559 gr. Als maximum is bij de zonnebloem gevonden 8 gr. Uit proeven, waarbij de CO_2-opname uit een stroom lucht werd bepaald bij een *Catalpa,* werd gevonden 345 ccm. per uur en per M^2. Berekent men het uit de gevormde koolhydraten, dan wordt het veel meer, namelijk 784 ccm.

Zulk een cijfer zegt niet veel, wanneer men geen punten van vergelijking heeft; maar die kan men vinden door gebruik te maken van een sterke oplossing van bijtende kali. Kaliloog nu absorbeert uit rustige lucht 1200 ccm. per uur en per M^2, uit lucht, die in beweging is, zelfs tot 1500 ccm. toe. M.a.w. de bladen van de hier genoemde planten absorbeeren het CO_2 met een snelheid, die ongeveer de helft bedraagt van die, waarmee een sterke loog hetzelfde gas opneemt. Men ziet, hoe groot die kracht is; maar een verdere beschouwing leert nog heel iets anders.

Wij hebben immers pas gezien, dat het CO_2 alleen binnendringt door de stomata. Neemt men nu aan, dat ongeveer 1 $^0/_0$ van het bladoppervlak in beslag genomen wordt door de openingen der huidmondjes, dan wil dit zeggen, dat het CO_2 binnenstroomt met een snelheid, die 50 maal grooter is, dan wanneer men daar een vrij kali-oppervlak had. Het is dus wel haast een CO_2-orkaan te noemen, die binnendringt.

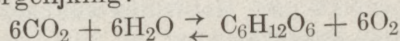
Om dit te verklaren, moet men rekening houden met de eigenaardigheden van de diffusie van gassen door kleine openingen. De diffusiesnelheid is namelijk evenredig met den straal, niet met het oppervlak van de opening. Is de straal tweemaal

grooter, dan gaat er tweemaal meer gas door, terwijl toch het oppervlak viermaal grooter is. Vervangt men dus dit oppervlak door vier, die ieder een vierde van het oppervlak hebben, dan zal daar tweemaal meer gas doorgaan. Hoe meer en hoe kleiner openingen er dus in een vlies voorkomen, des te meer gas zal er doorheen diffundeeren. Tot een zekere grens echter, namelijk die, waarbij de openingen zoo dicht bijeen komen te liggen, dat zij storend op elkaar gaan werken. Uit berekeningen is gebleken, dat, wanneer de afstand van de poriën minstens 10 maal hun diameter is, er geen storing optreedt. Bij vele bladen is dit getal voor de huidmondjes 6—8 maal, zoodat daar een geringe storing waarneembaar moet zijn.

Laat men het CO_2-gehalte stijgen, dan vindt men eerst evenredigheid, maar al spoedig wordt het licht de beperkende factor; de evenredigheid bestaat, zoolang de hoeveelheid CO_2 ligt tusschen 0,8 en 13 dl. per 10000 dl. lucht. Wordt er zeer veel CO_2 in de lucht gebracht, dan krijgt men planten met een geheel veranderd uiterlijk; hier komen wij dus eigenlijk op het terrein der experimenteele morphologie. In den laatsten tijd heeft men bij kasplanten goede resultaten verkregen door een CO_2-bemesting, d.w.z. men verhoogde het gehalte aan koolzuur in de omringende lucht. Bij het gebruik van mest in bakken, waarbij CO_2-ontwikkeling plaats heeft, wordt ditzelfde beginsel trouwens reeds lang toegepast.

§ 12. Energie-omzettingen bij de koolzuurassimilatie.

Wanneer men zich eens goed voor den geest brengt, wat er gebeurt bij de CO_2-assimilatie, dan heeft men hier juist het omgekeerde proces als bij de verbranding van organische verbindingen. Blijven wij maar eens bij de omzetting, die voert tot de vorming van d-glucose, dan hebben wij die vroeger voorgesteld door de vergelijking:



$$6CO_2 + 6H_2O \rightleftarrows C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Leest men deze vergelijking van rechts naar links dan stelt zij de verbranding van de druivensuiker voor; iedereen weet, dat daarbij warmte, dus energie vrijkomt. Er volgt dus ook uit, dat, wil de reactie in den zin van de bovenstaande vergelijking van links naar rechts plaats hebben, er op de een of

andere wijze arbeidsvermogen van buiten toegevoerd moet worden.

Waar komt die energie nu vandaan? Het is eigenlijk reeds herhaaldelijk gezegd: het is zonne-energie, die dit proces mogelijk maakt. Bij de absorptie van bepaalde stralen van het licht wordt dus de energie van de aethertrillingen omgezet in het chemisch arbeidsvermogen van de koolhydraten of andere in de plant gevormde stoffen. Bij de koolzuurassimilatie vindt dus omzetting van kinetische in potentieele energie plaats.

Men kan dit ook aantoonen, ofschoon de proeven nog niet met dien graad van nauwkeurigheid genomen zijn, die wel wenschelijk geweest ware. Daartoe laat men zonlicht door een blad vallen en bepaalt de hoeveelheid arbeidsvermogen, die doorgelaten wordt met behulp van een bolometer; doet men hetzelfde, terwijl het blad zich in een ruimte bevindt, waarin geen CO_2 is, dan moet de hoeveelheid toegestraalde energie grooter zijn en men kan dit alles ten slotte nog vergelijken met dezelfde proef, waarbij het geheele blad weggenomen is.

Intusschen laat zich dit alles ook berekenen. Daarbij kan dan ook gelet worden op de verdamping, die nog wel niet besproken werd, maar waarvan de cijfers hier toch wel reeds gegeven kunnen worden. Per vierkanten meter en per uur is midden in den zomer bij ons de hoeveelheid toegestraalde energie van de zon gelijk 600000 calorieën. Eenzelfde bladoppervlak van de zonnebloem verdampt in dien tijd 275 ccm. water, waarvoor noodig zijn 166800 calorieën, dus 27,5 $^0/_0$ van de totale toegestraalde hoeveelheid. Er worden in dien tijd in maximum gevormd 0,8 gram koolhydraat, waarvoor noodig is toevoer van 3200 calorieën of 0,5 $^0/_0$ van de totale toegestraalde massa. Samen wordt dus verbruikt 28 $^0/_0$ van de zonne-energie. Maar dit percentage stijgt aanzienlijk, wanneer men niet te maken heeft met direct zonlicht, maar met diffuus licht, zooals in ons klimaat gewoonlijk het geval is. Dan kan het stijgen tot 95 $^0/_0$, waarvan echter voor de assimilatie ook nog maar 2,7 $^0/_0$.

Beschouwt men de zaak echter goed, dan moet men bedenken, dat in hoofdzaak rekening gehouden moet worden met het roode licht, waarvan de golflengte ligt tusschen 0,65 μ en 0,69 μ. Dit licht levert 90 $^0/_0$ van het geheele assimilaat. Berekent men de energie, die met deze stralen toegestraald wordt, dan is die zoo groot, dat zij in staat zou zijn 16,5 gr. koolhydraat per uur en

per vierkanten Meter te leveren. Het hoogste, dat tot nu toe gevonden werd, is 3 gr. dat is dus 18 % van de theoretisch mogelijke hoeveelheid.

Laat men de hoeveelheid CO_2 van de lucht stijgen, dan wordt er ook een grooter percentage van het licht verbruikt, maar toch blijven de getallen steeds ver beneden de theoretisch mogelijke.

Berekent men de grootte van de assimilatie bij verschillende lichthoeveelheden, dan blijkt, dat die niet evenredig toeneemt; immers, stijgt de lichthoeveelheid van 1 op 12, dan neemt de verbruikte hoeveelheid CO_2 toe van 1 op 2. Waarschijnlijk moet men aannemen, dat hier het koolzuurgehalte der lucht als beperkende factor gaat werken.

Men kan nu wel begrijpen, dat de grootte van de assimilatie bij eenzelfde plant op verschillende dagen en op verschillende uren van den dag zeer verschillend kan zijn, op zonnige warme dagen veel meer dan op donkere, koele dagen.

Maar ook de verschillende bladen van een boom zullen niet in dezelfde mate assimileeren; dit zal bij licht- heel anders zijn dan bij schaduwbladen. Men kan echter nog verder gaan en de verschillende weefsels van een blad met elkaar vergelijken.

Denken wij ons een blad, dat alleen aan de onderzijde stomata heeft, dan zal het binnendringende koolzuur het eerst in aanraking komen met de cellen van het sponsparenchym en men zou dus verwachten, dat hier de sterkste assimilatie zal plaats hebben, ook in verband met de groote intercellulaire holten, die het binnendringen van het CO_2 vergemakkelijken. Maar bedenkt men, dat de bovenzijde van het blad het eerst door het licht getroffen wordt en dat daar bovendien de meeste bladgroenkorrels liggen, zoodat er aan de onderzijde slechts een soort van schemerlicht zal heerschen, dan zal men wel moeten aannemen, dat de hoofdassimilatie in het palissadenparenchym plaats heeft, niettegenstaande de kleine intercellulaire holten. De waarneming leert trouwens ook, dat daar de grootste hoeveelheid zetmeel in de cellen wordt aangetroffen.

Eindelijk moet nog opgemerkt worden, dat de assimilatie bij verschillende planten ook nog zeer verschillend kan zijn. Vandaar dat men een *specifieke assimilatie-energie* onderscheidt. Daarbij heeft men te maken met eigenaardigheden van den bouw van het blad, het aantal stomata, het aantal chlorophylkorrels,

de hoeveelheid bladgroen en tal van andere omstandigheden meer.

Maar daarbij komt ook voor den dag, dat niet alle planten dezelfde hoeveelheid licht noodig hebben voor hun assimilatie; in het bizonder de zoogenaamde schaduwplanten kunnen met zeer weinig licht toe; daarom zijn zij bizonder geschikt voor kamerplanten, daar in kamers de lichttoestanden voor planten in het algemeen zeer ongunstig zijn.

Zulke schaduwplanten vindt men in het algemeen op den bodem van dichte bosschen. Men moet daarbij natuurlijk niet in de eerste plaats denken aan onze *Anemone's* of *Primula's*, daar deze voorjaarsplanten wel in bosschen groeien, maar hun ontwikkeling in hoofdzaak doormaken in den tijd, dat de boomen kaal staan, zoodat dus toch voldoende licht tot hen toe kan treden.

§ 13. Stikstofvoeding en verwerking der stikstofverbindingen.

Terwijl het C-voedsel der planten uit de atmosfeer wordt opgenomen, is dit met de N in het algemeen niet het geval. Maakt men een waterkultuur zonder N, dan gaat de plant te gronde. Zeer nauwkeurige proeven zijn daaromtrent genomen door Boussingault, die zonnebloemen kweekte in stikstofvrij zand. Hij deed drie proeven: in de eerste werd alleen zand genomen zonder eenige anorganische voedingsstof, in de tweede werden alle benoodigde voedingsstoffen gegeven met uitzondering van N-verbindingen en in de derde eindelijk werden ook N-verbindingen aan het zand toegevoegd. Na 88 dagen werd geoogst en werden bepaald: de droge stof van den oogst (die van het zaad gelijk gesteld aan 1), de organische stof in gr., de C-winst in den oogst in gr., vergeleken met het zaad, en eindelijk hetzelfde voor N; de verkregen cijfers waren:

	droge stof	organische stof	C-winst	N-winst
1.	3,6	0,285	0,114	0,0029
2.	4,6	0,391	0,156	0,0027
3.	198,3	21,111	8,444	0,1666

Zooals men ziet, was de geringe hoeveelheid anorganische stof in het zand nog voldoende om eenige ontwikkeling te geven en heeft dus ook de CO_2-assimilatie daarbij een geringe C-winst

opgeleverd, maar de N-winst was praktisch 0, lag binnen de foutengrens. Bij toevoeging van de verdere minerale voedingsstoffen (2) bleek de ontwikkeling iets verder te zijn gegaan, maar blijkbaar werkte het stikstofgebrek spoedig als rem. Hoe geheel anders het gedrag van die planten was bij aanwezigheid van voldoende N-verbindingen, ziet men dadelijk uit de cijfers van regel 3.

Welke stikstofverbindingen moet men nu aan de plant geven? Daaromtrent zijn tal van proeven genomen, die in zooverre eenige moeilijkheid opleverden, dat het noodig was hierbij te werken in gesteriliseerden grond, omdat er in den bodem, zooals wij hieronder zullen zien, mikro-organismen leven, die in staat zijn verschillende stikstofverbindingen te ontleden en deze in andere verbindingen om te zetten. Bij die proeven is nu gebleken, dat in de eerste plaats nitraten worden opgenomen, terwijl daarnaast somtijds ook NH_4-verbindingen gebruikt kunnen worden; bij mais en andere grassen vormen zij zelfs een zeer geschikt voedsel. Nitrieten zijn altijd vergiftig, organische N-verbindingen kunnen slechts zeer moeilijk worden geassimileerd.

Natuurlijke grond bevat gewoonlijk zeer weinig N-verbindingen, maar het voorkomen van planten daarop bewijst, dat deze hoeveelheid voor den natuurtoestand voldoende is. Heel anders is het bij kultuurgewassen; daar wordt, wat de N betreft, per se roofbouw gedreven, wanneer men niet weer N-verbindingen in den grond brengt. De dierlijke mest en de urine zijn niet voldoende om het verlies te dekken, zoodat tot kunstmest de toevlucht werd genomen en wel in hoofdzaak tot de zwavelzure ammoniak, die als afval bij de gasfabricatie wordt verkregen en tot de chilisalpeter. Maar het liet zich voorzien, dat er geen onuitputtelijke voorraad $(NH_4)_2SO_4$ en $NaNO_3$ te krijgen zou zijn en daarom werd naar andere bronnen omgezien. Vroeger werd daarbij uitsluitend gedacht aan de organismen, die vrije N kunnen assimileeren, waarover zoo dadelijk meer gezegd zal worden. Maar sedert enkele jaren is het, zooals bekend is, gelukt de N uit de atmosfeer ook chemisch in verbindingen om te zetten en daarmee is het dreigende gevaar voor den landbouw, dat er een tekort aan stikstofmest zou komen, bezworen.

De nitraten, die door de wortels opgenomen zijn, kan men

dikwijls met behulp van reagentiën in de plant, meer in het bizonder in de wortels, aantoonen. Sommige planten, die dan ook *salpeterplanten* heeten, bevatten zelfs zeer veel nitraat; daarbij is het echter opvallend, dat men dit alleen dan vindt, wanneer de plant uit den grond nitraten heeft kunnen opnemen, niet wanneer alleen NH_4-verbindingen als N-voedsel dienst deden; het is dus geen vorming, alleen een ophooping van deze verbindingen. Tot de zeer bekende nitraatplanten behooren de tabak, de zonnebloem, de ganzevoet.

In welke verbindingen vindt men de N ten slotte in de plant terug? Het is bekend, dat hierbij in de eerste plaats eiwitstoffen genoemd moeten worden. De vraag, die men zich nu gesteld heeft, is deze: hoe de nitraat-N in de eiwitstoffen terecht komt. Tot nu toe kan men daarop echter alleen nog maar veronderstellenderwijze antwoorden.

Men stelt zich voor, dat de voornaamste laboratoria van de plant, waar eiwitstoffen ontstaan, in de bladen te vinden zijn. De eerste organische stikstofverbinding daar zou dan zijn het HCN. Dat blauwzuur in veel bladen voorkomt, kan men gemakkelijk aantoonen volgens een methode, door Treub aangegeven, waarbij Berlijnsch blauw gemaakt wordt.

Daartoe worden eerst met een borstel kleine gaatjes in het blad geslagen, om de reagentia te doen indringen. Vervolgens wordt het blad behandeld met alcoholische kaliloog; daarin wordt het bladgroen opgelost en het HCN omgezet in KCN. Dan wordt behandeld met een ferro-ferri-oplossing, terwijl eindelijk met HCl wordt uitgetrokken, om het gevormde $Fe(OH)_3$ te verwijderen. Was er nu HCN aanwezig, dan ontstaan er een aantal blauwe kringetjes, zoodat men dus hier over een soortgelijke methode beschikt als bij de Jodiumproef bij Sachs.

Het is gebleken, dat er alleen dan HCN ontstaat, wanneer er nitraten worden toegevoerd en wanneer er CO_2-assimilatie plaats heeft. Men denkt zich, dat het nitraat vooral $Ca(NO_3)_2$ zou zijn en dat het Ca hieruit vastgelegd zou worden in den vorm van onoplosbare kristallen van $Ca(COO)_2$. Men zou zich verder kunnen denken, dat het HNO_3 werd gereduceerd door het H.COH, dat bij de CO_2-assimilatie ontstaan zou. Dat er inderdaad uit het HCN eiwitstoffen gevormd worden, is niet bewezen, maar het is niet onwaarschijnlijk te achten.

Men zou zich b.v. op de volgende wijze de vorming van een aminozuur kunnen voorstellen:

$HCN + HCOH + NH_3 = CN\text{-}CH_2\text{-}NH_2 + H_2O$ dus aminonitril en dit geeft met H_2O $CN\text{-}CH_2\text{-}NH_2 + 2H_2O = NH_2\text{-}CH_2\text{-}COOH + NH_3$.

Het is bekend, dat door vereeniging van aminozuren onder uittreding van water, waarbij amido-groepen ontstaan, peptiden en ten slotte polypeptiden gevormd worden, die dan verder tot eiwitstoffen kunnen voeren.

De zwavel komt in de eiwitstoffen waarschijnlijk voor in de cystinegroep; van buiten wordt dit element opgenomen in den vorm van sulfaat; omtrent de verdere omzetting daarvan in de plantencel is niets bekend.

Eindelijk komen in plantencellen ook de zeer gecompliceerde nucleo-albuminen voor, die een PO_4-rest bevatten; deze wordt als zoodanig door de plantenwortels opgenomen.

Er zijn gevallen bekend geworden, waarin het licht invloed heeft op de vorming van eiwitstoffen, maar dit geldt volstrekt niet algemeen. Daar, waar men een dergelijken invloed heeft kunnen constateeren, is het gebleken, dat men vooral met een werking van de violette en ultraviolette stralen te doen heeft.

Toen zoo straks de vraag besproken werd, of de elementaire stikstof van de atmosfeer door de plant kan worden geassimileerd, werd geantwoord, dat dit in het algemeen niet mogelijk is. Maar er zijn gevallen, waar het wel kan. De belangrijkste hiervan zullen thans kort besproken moeten worden.

Wanneer men een grond een tijdlang braak laat liggen, ziet men, dat de hoeveelheid stikstofverbindingen daarin langzamerhand toeneemt. Men wist ook reeds lang, dat dit geschiedt onder den invloed van mikro-organismen, want een gesteriliseerde grond doet het niet. Langzamerhand zijn enkele van die mikro-organismen beter bekend geworden en wij zullen de voornaamste hier kort bespreken.

Vooreerst de oudst bekende, door Winogradsky in 1895 ontdekt. Het is een boterzuurbacterie, d.w.z. een bacterie, die uit suikers boterzuur maakt met nog enkele andere vetzuren en die bovendien CO_2 en H_2 afscheidt. De bacterie vertoont verder de eigenaardigheid, die later behandeld zal worden, dat zij evenals alle boterzuurbacteriën alleen leven kan bij afsluiting van vrije zuurstof.

Hoe dit mogelijk is in den bodem, weet men nog niet; men denkt echter aan een samenleven met andere organismen, die de O opgebruiken en zoodoende het bestaan van de *Clostridium Pasteurianum*, zooals WINOGRADSKY de bacterie genoemd heeft, mogelijk maken.

Deze bacterie nu kan vrije stikstof assimileeren, maar heeft daarvoor noodig suikers, die vergist kunnen worden. Er kon berekend worden, dat op 1 gr. vergiste suiker 2,5—3 mgr. N gebonden wordt. Die suiker kan de *Clostridium* in den grond alleen krijgen met behulp van wierer, of nog waarschijnlijker van de blauwgroene *Cyanophyceae*.

Een andere stikstofassimileerende bacterie is door BEYERINCK gevonden, die haar bestempelde met den naam *Azotobacter chroococcum*. Zij schijnt nog algemeener voor te komen dan de zooeven genoemde, niet alleen in elken grond, maar ook in zee, waar zij dus ook aanleiding zou zijn tot stikstofbinding. In reinkultuur gaat de stikstofbinding niet bizonder goed, tenzij men aan den voedingsbodem een klein weinig humus toevoegt.

Of er nog andere bacteriën en ook schimmels zijn, die vrije N kunnen assimileeren? Het is beweerd, maar het definitieve bewijs kon tot nu toe niet geleverd worden en wel vooral, omdat de N-winst, wanneer die er al is, zoo klein is, dat zij valt binnen de foutengrens van de proef, of er ten minste nauwelijks buiten komt.

Intusschen is er toch nog wel één groep van mikro-organismen gevonden, die in zeer aanzienlijke mate N kunnen binden, maar die dit alleen doen in samenleving met een hoogere plant. Men gebruikt daarvoor het vreemde woord *symbiose*, verstaat daaronder dus: het geregeld samenleven van twee organismen. Bij dit samenleven kunnen zij elkander wederzijds hulp verleenen in den vorm van voedsel, of hoe dan ook; men noemt zulk een symbiose *mutualistisch*, of spreekt ook korter van *mutualisme*. Tusschen dit en *parasitisme* vindt men tal van overgangen; over het parasitisme zal hier niet gehandeld worden, dat komt in een latere § ter sprake. Wel wil ik nog vermelden, dat er gevallen zijn, waar het éene organisme begint met het andere te begunstigen, zoodat dit zich krachtig kan ontwikkelen; later wordt het dan echter door het eerstgenoemde organisme als voedsel gebezigd. In die gevallen spreekt men van *helotisme*.

Een typisch geval van helotisme vinden wij bij de peuldragende gewassen of *Leguminosae,* waarvan de Nederlandsche vertegenwoordigers, die tot de ondergroep der *Papilionaceae* of vlinderbloemigen behooren, natuurlijk ieder bekend zijn. Onderzoekt men het wortelstelsel van een dergelijke plant, b.v. van een

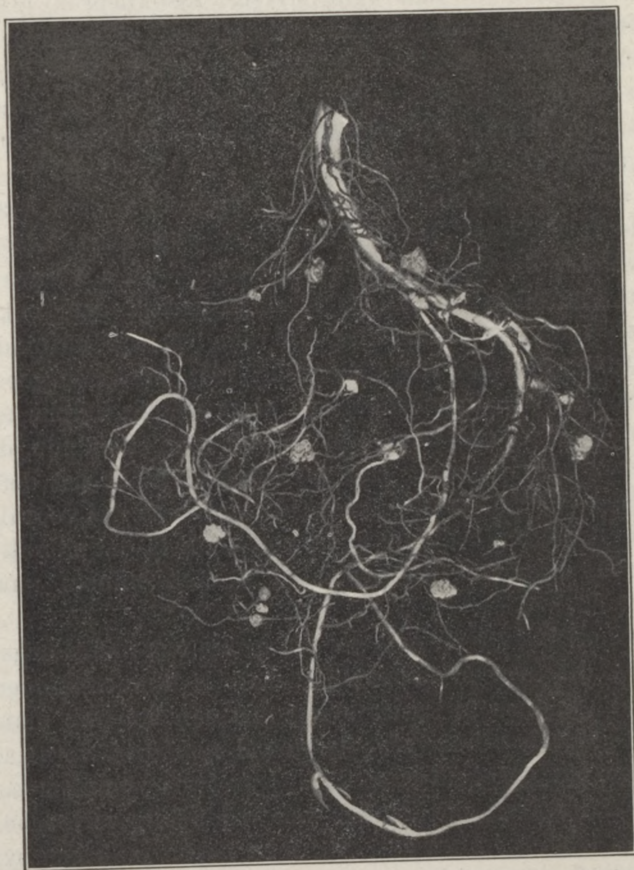


Fig. 152. Wortelstelsel van een pronkboon, Phaseolus multiflorus, met wortelknolletjes.

lupine of een erwt, dan ziet men, dat daar kleine gezwelletjes aan worden aangetroffen, die men met den naam *wortelknolletjes* bestempelt (zie fig. 152).

Een nader onderzoek van die wortelknolletjes heeft geleerd, dat deze ontstaan door de werking van een door Beyerinck

ontdekte bacterie, die men *Bacterium radicicola* noemt. In een gesteriliseerden grond vormen zich dus geen wortelknolletjes, tenzij men hem ent met een weinig ongesteriliseerden grond of met een reinkultuur van de genoemde bacterie.

Bij mikroskopisch onderzoek blijkt, dat in het wortelknolletje een bepaald weefsel voorkomt, het zoogenaamde bacteroîden-weefsel, waarvan de cellen opgevuld zijn met bacteriën of met vormen, die daaruit ontstaan zijn en die den naam *bacteroïden* gekregen hebben.

Nu blijkt verder, dat met het optreden van die wortelknolletjes gepaard gaat het vermogen van de *Leguminose* om de vrije stikstof van de atmosfeer te assimileeren. Proeven van HELLRIEGEL en WILLFAHRT hebben in 1888 daaromtrent het volgende geleerd.

Wanneer men planten in N-vrij zand kweekt, kan men ze laten kiemen en de ontwikkeling gaat zoo lang door, totdat de N in het zaad op is; dan treedt er stikstofhonger op. De meeste planten komen niet over dit stadium heen, terzij men stikstofmest geeft. Maar bij *Leguminosen* is het anders; die herstellen zich na eenigen tijd en kunnen dan tot normale planten opgroeien. In gesteriliseerden grond gedragen zij zich daarentegen als de meeste andere planten, maar het verschijnsel treedt weer op, wanneer men ent met een aftreksel van een grond, waarop *Leguminosen* gekweekt werden, terwijl het daarentegen niet gaat, wanneer dit aftreksel eerst opgekookt werd. Er bleek daarbij, dat het genoemde eigenaardige gedrag geheel samenging met het optreden der wortelknolletjes.

Uit een nadere analyse kon worden afgeleid, dat er inderdaad assimilatie van vrije N had plaats gehad. Bij drie verschillende *Leguminosen* werd namelijk bepaald: het drooggewicht van den oogst en de stikstofwinst in vergelijking met de hoeveelheid N-verbindingen in het zaad. Dit geschiedde vergelijkenderwijze voor planten, die in gesteriliseerden grond waren opgekweekt, zonder of met een aftreksel van Leguminosengrond; de verkregen cijfers waren de volgende:

	zonder bodemaftreksel		met bodemaftreksel	
	drooggewicht	N-winst	drooggewicht	N-winst
Seradelle	0,092 gr.	— 0,022 gr.	16,864 gr.	+ 0,326 gr.
Lupine	0,919 gr.	— 0,049 gr.	44,718 gr.	+ 1,077 gr.
Erwt	0,779 gr.	— 0,025 gr.	17,818 gr.	+ 0,449 gr.

De gevolgtrekking, die men uit dit alles maakt, is deze, dat *Bacterium radicicola* in staat is vrije N te assimileeren, dat de *Papilionacee* deze bacteriën koestert en opkweekt en ze o.a. voorziet van de noodige koolhydraten, maar dat ten slotte die bacteriën door de hoogere plant als stikstofvoedsel gebezigd worden. De geheele redeneering klopt volkomen met uitzondering van één term: tot nu toe is het namelijk niet gelukt, in een reinkultuur van deze bacteriën binding van vrije N waar te nemen. Men moet dus wel aannemen, dat er in het lichaam van een *Leguminose* omstandigheden gerealiseerd zijn, die de N-binding mogelijk maken en die men in een reinkultuur nog niet heeft kunnen nabootsen.

Het is nu ook zeer begrijpelijk, dat men van lupinen gebruik maakt om een dorren zandbodem te verrijken. Men kweekt daarvoor gedurende een seizoen de genoemde vlinderbloemige plant, die dan stikstof bindt, en wanneer nu aan het einde van het jaar de lupinen onder den grond gewerkt worden, is deze rijker aan stikstofverbindingen geworden en bevat tevens meer organische stoffen.

Er zijn nog meer planten, waar wortelknolletjes met mikroorganismen zijn aangetroffen; in sommige van die gevallen is ook reeds assimilatie van vrije stikstof aangetoond, in andere wordt dit alleen nog maar vermoed. Ik noem van die planten in ons land de els en de duindoorn, daarbuiten de geslachten *Elaeagnus* en *Podocarpus*. Bovendien vindt men bij enkele *Rubiaceae* van Java, zooals *Psychotria bacteriophila*, in de bladen kleine knobbeltjes, die ontstaan door de aanwezigheid van een bacterie; men vermoedt, dat ook daar N-binding plaats heeft.

Er is misschien aanleiding, hier op deze plaats iets te zeggen over een symbiose van wortels met schimmels, waarvan men de juiste beteekenis nog niet kent. Ik bedoel het verschijnsel, dat aangeduid wordt met den naam *mykorhiza*. Men onderscheidt daarvan twee vormen, de *endotrophe* en de *ektotrophe*.

Beschouwen wij de eerstgenoemde iets meer in bizonderheden. Daarvoor kunnen wij b.v. een wortel van een *Orchidee* onderzoeken. Doet men dit o.a. bij *Neottia Nidus avis* (een bleekgele *Orchidee*, in fig. 153 afgebeeld, die bij ons zoowel in de duinen, als in Zuid-Limburg wordt aangetroffen), dan ziet men een beeld, zooals dit in fig. 154 is weergegeven. Men neemt daarbij waar,

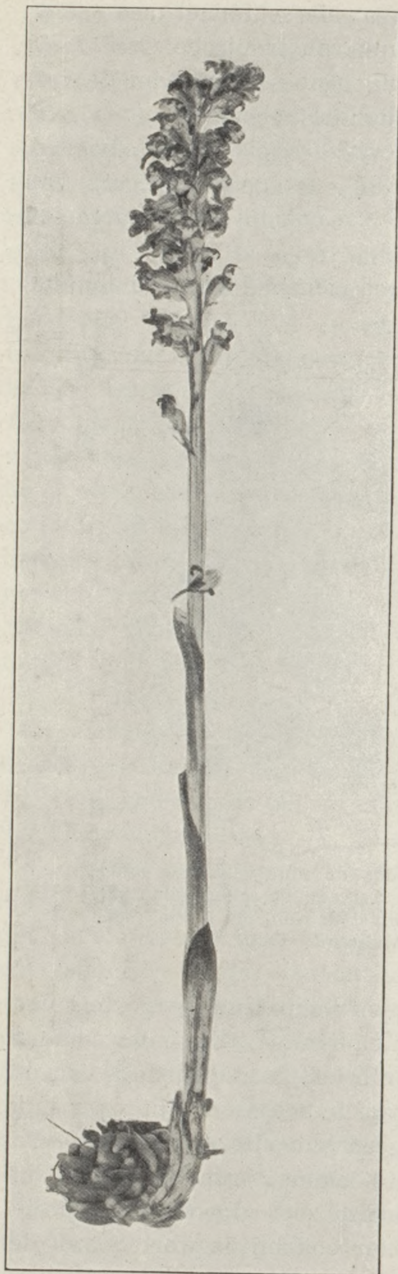


Fig. 153. Neottia Nidus avis; bleekgele saprophytische Orchidee, waarvan de dikke wortels een endotrophe mykorhiza herbergen.

dat in verschillende vrij oppervlakkig gelegen schorscellen draden van een schimmel te vinden zijn, die a.h.w. een mantel om den heelen wortel vormen. De meer naar binnen gelegen cellen bevatten schimmeldraden, die tal van teekenen van degeneratie vertoonen, zoodanig, dat het er uitziet, alsof de schimmel door den wortel verteerd wordt, zoodat men zou kunnen spreken van een parasiteeren van de *Orchidee* op de schimmel, of nog beter van een helotisme. Er wordt wel eens vermoed, dat deze schimmel in staat zou zijn, vrije N te assimileeren, maar dit vermoeden is volstrekt niet tot zekerheid geworden.

Wel kan men zeggen, dat het gelukt is, de wortelschimmels van de *Orchideeën* in reinkultuur te kweeken. Doordien het tevens mogelijk is geweest, zaden van *Orchideeën* volkomen steriel op te vangen, heeft men de proef kunnen nemen, of het gelukken zou, die *Orchideeën* zonder endotrophe mykorhiza tot ontwikkeling te brengen. Het is toen gebleken, dat verschillende *Orchideeën* zich in dit opzicht niet gelijk gedragen. Sommige kiemen niet zonder mykorhiza; andere vormen kleine kiemplantjes, maar geen enkele kan zonder wortelschimmel tot een normale plant worden. Wel gelukt dit,

wanneer men er een reinkultuur van de schimmel mee samen brengt. Ten behoeve van de kultuur van tropische *Orchideeën* in onze kassen worden tegenwoordig reinkulturen van de verschillende wortelschimmels in den handel gebracht.

De endotrophe mykorhiza van de *Orchideeën* is het beste bekend, maar men vindt iets soortgelijks bij vertegenwoordigers van zeer verschillende plantenfamilies, b.v. ook bij de *Ericaceae* en de *Gentiana's*.

Van de ektotrophe mykorhiza weet men nog veel minder; het



Fig. 154. Dwarse doorsnede door de oppervlakkige cellen van een wortel van Neottia Nidus avis. In de schorscellen zijn de draden van de mykorhizaschimmel te zien, ten deele reeds in staat van oplossing verkeerend. Vergr. 150.

zijn schimmels, die men op de oppervlakte van de wortels van onze boomen aantreft (b.v. beuken en dennen). Zij omgeven daar den worteltop en schijnen wel min of meer de plaats van de wortelharen in te nemen. Tal van hypothesen zijn over hun beteekenis geuit, maar daar zij geen van alle goed gefundeerd zijn, lijkt het beter ze hier niet te noemen. Vermelding verdient alleen, dat deze ektotrophe mykorhiza zeer algemeen verspreid is, niet alleen bij onze boomen, maar ook bij de wortels van de gewassen der tropische oerwouden; dit heeft o.a. een onderzoek van de wortels der oerwoudplanten van den Gedeh op Java aangetoond.

Wanneer wij thans weer tot ons eigenlijke onderwerp terugkeeren, dan kan opgemerkt worden, dat er in de natuur verschillende bronnen zijn van stikstofbinding door levende organismen. Ook daarbuiten komt N-binding voor, namelijk bij electrische ontladingen in de atmosfeer, waarbij HNO_3 ontstaat. Maar die hoeveelheid is uiterst gering; men vindt in regenwater meestal niet meer dan 1 of 2 mgr. per Liter, soms nog minder; meer dan 6 mgr. is nooit aangetroffen.

Toch komen er in de natuur ook processen voor, waarbij de gebonden stikstof vrij gemaakt wordt. Dit gebeurt door de werking der *denitrificeerende* bacteriën, *Bacillus denitrificans* en andere. Daarbij worden nitraten gereduceerd, eerst tot nitrieten, vervolgens tot ammoniak, en eindelijk tot vrije stikstof. Men vindt deze bacteriën o.a. in stalmest en toen men ze ontdekte, is er wel eens gevreesd, dat hun aanwezigheid zeer schadelijk zou zijn bij het gebruik van stalmest. Ondertusschen is wel gebleken, dat die vrees zonder grond is; alleen wanneer zulke geweldige hoeveelheden stalmest in den grond gebracht worden, als geen mensch gebruikt, is er inderdaad grond, om bevreesd te zijn voor een ernstig verlies aan gebonden stikstof.

In aansluiting aan het bovenstaande is het gewenscht, nog enkele woorden te zeggen omtrent de omzettingen, die stikstofverbindingen in den bodem kunnen ondergaan onder den invloed van mikro-organismen.

Vooreerst kan opgemerkt worden, dat resten van planten of dieren, die in den grond komen, daar aangetast kunnen worden door schimmels of in rotting kunnen overgaan door de werking van bacteriën en dat daarbij de meest voorkomende N-houdende stoffen, de eiwitstoffen, ontleed worden, eerst tot aminozuren en verder tot NH_3 (wij laten de C hier geheel buiten beschouwing). Afbrekingsproducten der eiwitstoffen, die in het dierlijk lichaam ontstaan, zooals ureum of hippuurzuur, ondergaan, onder den invloed van andere bacteriën, omzettingen, die ten slotte ook weer voeren tot de vorming van ammoniumverbindingen.

Toch vindt men in den bodem weinig NH_3, zelfs al wordt die er opzettelijk ingebracht, zooals bij de bemesting met zwavelzure ammoniak. Er zijn namelijk in elken bodem te vinden *nitrificeerende* bacteriën, die dus het proces der *nitrificatie* teweeg

brengen, d.w.z. zij oxydeeren NH_3 tot HNO_3. Uit de onderzoekingen van WINOGRADSKY is gebleken, dat dit proces in twee stadiën verloopt; vooreerst zijn er zoogenaamde *nitroso-organismen* (*Nitrosococcus* en *Nitrosomonas*), die uit NH_3 maken HNO_2, terwijl de *nitro-organismen* (*Nitrobacter*) de nitrieten oxydeeren tot nitraten. Het tweede proces volgt zoo snel op het eerste, dat men geen salpeterigzuur in den bodem aantreft.

Wij zullen later nog eens op deze nitrificeerende organismen terug komen, wanneer wij over de chemosynthetische assimilatie van de koolstof spreken; nu kan volstaan worden met de mededeeling, dat de hier bedoelde bacteriën niet kunnen leven in tegenwoordigheid van organische stoffen; men moet ze kweeken in een zuiver anorganische voedingsoplossing.

Uit het bovenstaande is reeds gebleken, dat de stikstof even goed als de koolstof een kringloop in de natuur doormaakt. De hoogere planten nemen uit den grond nitraten op, die door hen tot eiwitstoffen worden omgezet. De eiwitstikstof komt ten slotte weer in den grond terecht, al of niet, nadat deze het lichaam van een dier heeft gepasseerd, ten deele dan ook als ureum, enz. Zoowel eiwitstoffen als ureum, enz. worden door bacteriën aangetast en de N komt ten slotte in den vorm van ammoniak te voorschijn. De ammoniakstikstof wordt eindelijk door nitrificeeringsorganismen weer tot nitraten geöxydeerd. Daarnaast verloopen dan de processen, waarbij vrije stikstof wordt geassimileerd en waarbij vrije stikstof ontstaat bij de denitrificatie. In het eerste geval worden daaruit ook weer protoplasmatische bestanddeelen gevormd, die denzelfden weg doorloopen als zooeven geschetst werd.

§ 14. ENZYMEN.

Voordat wij verder gaan en de omzettingen bespreken, die in de plantencellen kunnen plaats hebben, zal het noodig zijn, te wijzen op den aard van de bedoelde reacties.

Het eigenaardige van de meeste levensprocessen is wel, dat deze in de levende cel gemakkelijk verloopen bij temperaturen, waarbij men ze in de reageerbuis nooit kan zien tot stand komen. Vraagt men zich af, hoe het dan komt, dat men in het laboratorium zeer krachtige middelen, hooge temperaturen, enz.

moet gebruiken, om zulke eenvoudige reacties tot stand te brengen als in de levende cel bij een temperatuur van ± 15° C. glad verloopen, dan blijkt, dat in de levende cel stoffen voorkomen, die versnellend of vertragend op een reactie kunnen inwerken, katalysatoren dus, die men bestempelt met den naam *enzymen*.

Het best bekende plantaardige enzym is de *diastase* en daarom zal dit als voorbeeld voor de geheele groep worden gekozen, zoodat over de andere alleen met een kortere mededeeling kan worden volstaan.

In de bierbrouwerij wordt gebruik gemaakt van gerstekorrels, die men laat kiemen; bij die kieming wordt een gedeelte van het zetmeel, dat in het endosperm gelegen is, omgezet in suiker en wel in moutsuiker, maltose. Het is nu gebleken dat deze *mout*, zooals de gekiemde gerst na dooding door verwarming tot een niet te hooge temperatuur genoemd wordt, in staat is, nog een groote hoeveelheid verder zetmeel in maltose om te zetten.

Wanneer men mout fijn maalt en nu met water uittrekt, kan men vaststellen, dat zich in dit water een stof bevindt, die in staat is, zetmeel in moutsuiker om te zetten. Die stof kan men uit de waterige oplossing neerslaan b.v. met behulp van alcohol, dan affiltreeren, uitwasschen met alcohol en vervolgens weer oplossen in water. De zoo verkregen oplossing werkt op een zetmeeloplossing gemakkelijk in en zet deze in maltose om; men noemt de stof, die dit bewerkt, diastase en beschouwt ze als het type van een geheele groep, die vroeger wel *fermenten* genoemd werden, maar waaraan men thans den naam enzymen geeft.

Een eigenaardigheid van elk enzym is, dat het een vrijwel onbeperkte hoeveelheid stof kan omzetten, dat dus een beperkte hoeveelheid diastase in staat is, onbeperkte hoeveelheden zetmeel in maltose te veranderen. M.a.w. het enzym zelf blijft, nadat de reactie afgeloopen is, onveranderd aanwezig; wanneer het dus al in de reactie ingrijpt, geschiedt dit zeker alleen tijdelijk, terwijl het later weer losgemaakt wordt uit zulk een tijdelijke binding.

Het is echter te begrijpen, dat de snelheid van de reactie afhankelijk zal zijn van de hoeveelheid enzym; daarvoor geldt deze regel, dat wanneer eenzelfde hoeveelheid stof in verschillende tijden wordt omgezet door een enzymoplossing, de hoeveelheden enzym omgekeerd evenredig zijn met die tijden, mits de

samenstelling van die vloeistoffen overigens geheel gelijk is geweest. Die laatste toevoeging is zeer noodzakelijk, omdat tal van stoffen in de oplossing de snelheid van de enzymreactie kunnen doen veranderen; in sterke mate is daarop b.v. de waterstofionenconcentratie van invloed.

Wanneer men de boven genoemde diastase-oplossing even opkookt, blijkt de werking op een zetmeeloplossing blijvend verdwenen te zijn; dus sterke verwarming werkt vernietigend op een enzymoplossing. Gaat men overigens na, hoe de temperatuur op een enzym inwerkt, dan blijkt, dat bij stijgende temperatuur de werking op de gewone wijze versneld wordt, maar dat langzamerhand de versnelling geringer wordt, om eindelijk in een vermindering over te gaan. Duclaux heeft kunnen aantoonen, dat dit een gevolg is van de vernietigende werking, die hoogere temperaturen op de enzymen uitoefenen, een werking, die des te grooter is, naarmate een zelfde temperatuur langer heeft ingewerkt, of naarmate de temperatuur hooger is.

Het zal opvallen, dat die werking van de temperatuur overeenkomt met den invloed, dien de temperatuur op tal van levensprocessen heeft; ook hier ontstaat dus een optimumkromme, wanneer men het grafisch weergeeft. Het eenige verschil is, dat dit optimum hier steeds hooger ligt dan bij levensverschijnselen, omdat een enzym pas bij zoodanige hooge temperaturen vernietigd wordt, waarbij levend protoplasma (ten minste in geïmbibeerden vorm) niet meer bestaanbaar is.

Bij lage temperaturen wordt dus, in overeenstemming met hetgeen boven gezegd werd, de werking van de enzymen uiterst zwak, zoodat men in de buurt van 0° C. wel kan zeggen, dat er geen reacties onder den invloed van enzymen meer plaats hebben.

Vraagt men naar den aard en de natuur der enzymen, dan moet gezegd worden, dat zij colloidaal van aard zijn en niet kristalliseeren; het wordt dus ook uiterst moeilijk iets zekers omtrent hun chemische samenstelling te vinden, omdat men ze nooit zuiver neerslaat, daar zij steeds met andere stoffen worden meegenomen. Bovendien kan men het bovengenoemde neerslaan met alcohol niet te lang herhalen, omdat dan de werkzaamheid langzamerhand afneemt. In elk geval hebben onderzoekingen met dierlijke enzymen doen zien, dat een oplossing van een zoo krachtig mogelijk enzym de eigenschappen van eiwitstoffen in

hooge mate bezit; ook de analyse maakt het waarschijnlijk, dat wij in de enzymen te doen hebben met zeer gecompliceerde eiwitstoffen.

Men is in den laatsten tijd gewoon, de enzymen te rekenen onder de katalysatoren, wier werkzaamheid dus alleen bestaat in een versnelling of vertraging van een reactie, die zonder hun aanwezigheid ook wel verloopt, zij het dan ook met een geheel andere snelheid. Zoo moet men volgens deze voorstelling dus aannemen, dat een zetmeeloplossing zonder eenige toevoeging wel is waar in maltose wordt omgezet, maar dat dit zóó langzaam gaat, dat men daar niets van waarneemt. Pas toevoeging van een katalysator maakt het proces voor ons waarneembaar. Als zoodanig kan een verdund zuur dienst doen of diastase. Dat hun werkzaamheid samenhangt met hun colloidale natuur, waardoor zij dus b.v. bepaalde stoffen zouden adsorbeeren en op de oppervlakte van hun deeltjes condenseeren, wordt zeer waarschijnlijk door de ontdekking van Bredig, dat metalen in colloidale oplossing zich in vele opzichten als enzymen gedragen.

Men zal het ook begrijpelijk vinden, dat vergiften, die de colloidale struktuur van de levende stof vernietigen, eveneens verderfelijk inwerken op enzymoplossingen. Dat is voor het onderzoek van enzymen wel eenigszins lastig, omdat men vloeistoffen, die men aan den invloed van enzymen wil blootstellen, dikwijls lang moet laten staan, waardoor zij de inwerking van schimmels of bacteriën zouden kunnen ondervinden. Men moet dus naar middelen zoeken, die de ontwikkeling van die mikroorganismen verhinderen en die toch niet schadelijk op de enzymen inwerken. Als zoodanig doet nu meestal dienst een stukje thymol, of nog beter een weinig toluol; chloroform, dat ook wel gebruikt wordt, sluit de ontwikkeling van mikroben niet geheel en al uit.

Terwijl enzymen, zooals diastase, gemakkelijk buiten de levende cel terecht kunnen komen, zoodat men ze b.v. in oplossing kan verkrijgen door de fijn gewreven cellen met water of met verdunde glycerine uit te trekken, zijn er ook zoogenaamde *endo-enzymen,* die uiterst moeilijk buiten de cel te krijgen zijn. Wij zullen in de *zymase* en de *oxydasen* later dergelijke enzymen leeren kennen; nu volsta de mededeeling, dat men ze dikwijls door aanwending van hooge drukkingen (een paar honderd atmosferen) uit de fijn gewreven cel moet zien te persen. Men kan dan echter nog andere middelen aanwenden, o.a. de cel

dooden, zonder de enzymen te vernietigen. Dat is moeilijk uitvoerbaar met behulp van hooge temperaturen, omdat er slechts een kleine marge is tusschen de voor het leven schadelijke temperaturen en zulke, die enzymen vernietigen; wel gaat dit door zeer lage temperaturen te bezigen.

Laten wij deze endo-enzymen verder voorloopig buiten bespreking, dan kan hier een overzicht gegeven worden van de voornaamste bekende enzymen, die bij planten een rol spelen.

Van die, welke koolhydraten hydrolyseeren, hebben wij reeds genoemd de *diastase,* die de omzetting van zetmeel in maltose teweeg brengt (vermoedelijk een mengsel van 2 enzymen, wat hier echter onbesproken kan blijven), de *maltase,* die maltose tot d-glucose hydrolyseert, de *invertase* (of *invertine* of *sucrase),* die saccharose omzet in invertsuiker, de *inulase,* die inuline in d-fructose verandert, de *cytase,* die cellulose in glucose omzet, enz.

Een tweede groep van enzymen werken op glucosiden in en splitsen deze in glucose en een rest. Het bekendste als zoodanig is de *emulsine,* die amygdaline splitst in suiker, HCN en benzaldehyde; men neemt aan, dat dit enzym een mengsel van twee andere zou zijn. Overigens laat de ruimte niet toe, op deze glucosidesplitsende enzymen nader in te gaan.

Zeer belangrijk zijn natuurlijk de enzymen, die eiwitstoffen splitsen en die men gezamenlijk *proteolytische enzymen* of *proteasen* kan noemen. Daarvan zijn bij planten het belangrijkste de *pepsine,* die uit eiwitstoffen albumosen en peptonen maakt en de *erepsine,* die deze peptonen verder hydrolyseert tot aminozuren. In de meeste plantencellen komen deze samen voor als *trypsine;* alleen bij insectivoren is de pepsine zonder het andere enzym aanwezig.

Ten slotte noem ik nog de vetsplitsende enzymen of *lipasen,* die vetten splitsen in glycerine en in vetzuur en die in zulke groote hoeveelheden kunnen voorkomen, dat zij technisch gebezigd worden.

De beteekenis van de enzymen voor het geheele leven der planten is echter nog veel grooter; dit blijkt, wanneer men het volgende bedenkt. De reacties, waar het hier om gaat, zijn bijna alle evenwichts-reacties, d.w.z. dat zij slechts tot een zeker punt voortschrijden (tenzij men een van de gevormde producten voortdurend verwijdert). Zulke reacties kunnen gewoonlijk ook in tegenovergestelden zin verloopen, totdat weer datzelfde evenwicht

bereikt is. Men kan dus wel vermoeden, dat enzymen ook de omgekeerde reacties zullen versnellen, dat zij dus niet alleen op het ontledingsproces zullen inwerken, maar ook op de synthese.

Er zijn nu inderdaad gevallen bekend geworden, waar die synthetiseerende werking van bepaalde enzymen kon worden aangetoond. Zoo vermoedelijk bij de maltase, maar met zekerheid bij de lipasen.

Men komt er zoodoende toe, al meer en meer het geheele chemisme van de levende cel te zien onder den invloed van een aantal enzymen. Dan wordt het dus zaak omtrent de vorming van die enzymen iets meer te weten te komen. Vermelding verdient, dat sommige onderzoekers aannemen, dat in de levende cel *pro-enzymen* of *zymogenen* zouden voorkomen, die dan weer de enzymen zouden afsplitsen.

Van meer belang is de beantwoording van de vraag, of een cel steeds die vele verschillende enzymen bevat, of dat deze pas gevormd worden onder bepaalde omstandigheden van voeding, enz. Het laatste is wel gebleken juist te zijn. Dergelijke proeven laten zich het gemakkelijkste nemen met schimmels, waar men de voeding der cellen het beste regelen kan.

Er is wel eens beweerd, dat enzymen alleen dan zouden ontstaan, wanneer de cel ze noodig heeft. In zulk een extremen vorm is die uitspraak zeker niet juist, ook al zijn er gevallen bekend, waar o.a. voeding met zetmeel de hoeveelheid diastase doet toenemen. De moeilijkheden, verbonden aan een kwantitatieve bepaling van de enzymen, heeft dergelijke onderzoekingen echter nog zeer tegengehouden.

§ 15. Stofwisselingsprocessen binnen de plantencel.

Het behoeft wel geen betoog, dat het uiterst moeilijk is te weten te komen, wat er juist binnen de plantencel gebeurt. Wij kunnen gewoonlijk niet veel meer ervaren, dan dat er bepaalde stoffen ingaan en andere daar tegenover de cel verlaten. Het is alsof men van een chemische fabriek niets anders wist, dan hetgeen er in gebracht wordt en de producten, die de fabriek verlaten. Het blijft dus natuurlijk in vele gevallen een raden naar de reacties, die zich binnen de cel afspelen.

Toch valt er wel het een en ander van te zeggen. Daarbij merk ik op, dat ik buiten beschouwing zal laten een aantal

stoffen, die alleen bij bepaalde planten voorkomen en die dus slechts een zeer speciale beteekenis bezitten; maar ook zullen niet behandeld worden stoffen, die te slecht bekend zijn, zoodat men zich daaromtrent te veel op hypothetisch gebied moet bewegen, zooals looistoffen of glucosiden.

Hoofdzakelijk zullen wij ons dus hier bezig houden met koolhydraten, vetten en eiwitstoffen. Daarbij wordt dan vooropgesteld, dat er bij de CO_2-assimilatie koolhydraten in de bladen ontstaan, dat daarbij zetmeel meer in het bizonder op den voorgrond treedt en dat ook eiwitstoffen gevormd worden, wanneer er een voldoende toevoer van nitraten plaats heeft. Een enkele maal ontstaat ook vet direct bij de assimilatie, zooals men dit bij een wier, *Vaucheria*, onder het mikroskoop kan zien.

Nu moeten de stoffen, die in de bladen gevormd zijn, vervoerd worden naar de plaatsen van verbruik; langs welke wegen dit geschiedt, zal in een volgende § behandeld worden. Het is hier alleen de vraag, welke omzettingen die stoffen in de bladen ondergaan en waar dit verbruik plaats heeft. Daarbij sluit ik dadelijk uit, wat alleen dient om de ademhaling te onderhouden, daar dit later nog uitvoerig zal besproken worden.

Waar vindt nu verbruik plaats? Natuurlijk vooral daar, waar nieuwe deelen ontstaan, dus in alle meristemen, zoowel de secundaire als vooral en in de eerste plaats in de primaire meristemen, dus in de vegetatiepunten van stengel en wortel. Wat is daar noodig? Voor de vorming van den celwand vooral koolhydraten, voor het protoplasma vooral eiwitstoffen, voor het celvocht (afgezien van het onmisbare water) koolhydraten en organische zouten.

Men kan nu aantoonen, dat, wanneer er niet geassimileerd wordt, dus gedurende den nacht, koolhydraten en eiwitstoffen uit het blad verdwijnen. Daartoe kan de vroeger genoemde methode dienst doen, dat men de samenstelling van de droge stof van gelijke bladoppervlakken ter weerszijden van de middelnerf op twee verschillende tijdstippen onderzoekt. Men kan dan vaststellen, dat gedurende den nacht zetmeel omgezet wordt in oplosbare suikers, die weggevoerd worden, dat ook eiwitstoffen omgezet worden en dat deze laatste ten deele overgaan in aminozuren en zuuramiden; o.a. kan men dikwijls asparagine, leucine en tyrosine aantreffen. Al deze omzettingen vinden in de bladen plaats onder de werking van de betreffende enzymen.

Men heeft b.v. voor het suikerriet zeer waarschijnlijk kunnen maken, dat bij de CO_2-assimilatie in de bladen saccharose wordt gevormd, die na inversie — onder de werking der invertase — naar den stengel wordt gevoerd als een mengsel van d-glucose en d-fructose. Een deel van de koolhydraten, dat niet snel genoeg kan worden weggevoerd, wordt in den vorm van zetmeel afgezet en dit zetmeel wordt ten slotte opgelost tot maltose, die dan weer verder gehydrolyseerd wordt tot d-glucose. Naar de stengels stroomen dus toe fructose en een overmaat van glucose. Daaruit wordt nu weer saccharose gemaakt en wel des te meer, naarmate de stengelleden ouder zijn; maar dit proces kan hier verder buiten beschouwing blijven.

Men denkt zich verder, dat voor de vorming van eiwitstoffen aan de groeipunten van stengel en wortel niet alleen aminozuren en zuuramiden noodig zijn, maar ook koolhydraten. Ontbreken deze, zooals bij planten, die men in het donker heeft laten kiemen, b.v. lupinen, dan hoopen zich de asparagine, leucine, enz. op, zoodat men hierin zelfs een middel heeft, om deze stoffen te bereiden.

In een groot aantal gevallen worden zulke *plastische voedingsstoffen,* zooals men ze wel eens noemt, niet dadelijk verbruikt, maar worden zij tijdelijk afgezet in voorraadschuren, zoogenaamde *bewaarplaatsen van reservevoedsel.* Dat geschiedt in al die gevallen, waar de planten een rustperiode moeten doormaken en waar bij het opnieuw uitloopen van de knoppen niet dadelijk assimileerende deelen aanwezig zijn, zoodat dan het reservevoedsel voor de ontkieming of ontspruiting kan gebruikt worden.

Die bewaarplaatsen van reservevoedsel zitten bij overblijvende gewassen in het parenchym van de stengels bij knollen of wortelstokken, of in het bladparenchym van de bollen, bij de wortelknollen in het parenchym van de wortels. Dat laatste vindt men trouwens ook bij tweejarige planten, die den winter overblijven met een wortel, zooals de suikerbiet, de Teunisbloem en zeer vele compositen en andere planten.

Bij onze boomen is een groote hoeveelheid reservevoedsel opgehoopt in den stam en ook wel in den houtigen wortel. Het zit daar vooral in het parenchym en de mergstraalcellen van den bast en in het bizonder van het hout.

Eindelijk vinden wij, zooals van zelf spreekt, een groote hoe-

veelheid reservestof in de zaden. Hier kunnen deze in de kiem zelf gelegen zijn en dan wel meer in het bizonder in de *zaadlobben,* maar gewoonlijk ligt dit reservevoedsel in het *endosperm,* of in zeldzame gevallen in het *perisperm.* Men verstaat dan onder endosperm een weefsel, dat binnen den embryozak is ontstaan, terwijl het perisperm zich gevormd heeft uit het buiten den embryozak liggende *nucellus*weefsel van den *zaadknop.*

Men kan onderscheid maken tusschen stikstofhoudende en stikstofvrije reservestoffen. In het eerste geval zijn het altijd eiwitstoffen; terwijl overigens in plantencellen globulinen een groote rol spelen, vindt men in zaden het eiwit vooral als legumine en caseïne, in de overige bewaarplaatsen meer als albumine. In uitdrogende bewaarplaatsen — dat zijn dus eigenlijk alleen zaden — vindt men het eiwit in het bizonder als aleuronkorrels. Daar is bij de morphologie reeds over gehandeld en ook gewezen op het somtijds voorkomen van een enkele laag, die uitsluitend aleuronkorrels bevat.

Het stikstofvrije reservevoedsel kan zijn vette olie. In onderaardsche bewaarplaatsen vindt men dit zelden *(Cyperus esculentus),* zeer veel daarentegen in zaden. Er behoeft maar eens op gewezen te worden, dat kokosnoten 65 % vet bevatten, dat in de zaden van de oliepalm 62 % vet is aangetroffen, in hazelnoten 55 %, in amandelen 42 %, in raapzaad 42 %, in lijnzaad 20—40 %, in cacao 54 %, enz.

Ook in het hout kan vette olie als reservestof aanwezig zijn, vooral in de boomen met zacht hout, zooals de berk en de linde. Het kan daar bij lage temperatuur in den winter tijdelijk overgaan in zetmeel, met het tusschenstadium van reduceerende suiker. Het blijkt trouwens ook, dat naar dat hout toestroomen koolhydraten, die dan zoodanige veranderingen ondergaan, dat er vet uit ontstaat.

Overigens zijn de N-vrije reservestoffen steeds koolhydraten en daaronder is dan wel het meest algemeen verspreid het zetmeel. De reservezetmeelkorrels, die dus in leukoplasten ontstaan uit toestroomende suikers, zijn gewoonlijk veel grooter dan het zetmeel, dat direct bij de assimilatie wordt gevormd in de chloroplasten. In zaden treedt zetmeel betrekkelijk weinig op; wie zich daarover verbaast, bedenke, dat het juist de zetmeelhoudende zaden zijn, die den mensch als voedsel dienen en die

hem daarom het eerst voor den geest komen; zoo b.v. de granen, de erwten en boonen, de boekweit. Overigens wordt zetmeel vooral in de onderaardsche bewaarplaatsen aangetroffen; ik behoef als voorbeeld maar te noemen de aardappel en tal van wortelstokken, zooals die van *Manihot utilissima* (cassave, tapioca). Verder komt zetmeel veel in het hout voor, meer speciaal bij de harde houtsoorten, zooals bij den eik.

Van suikers vindt men saccharose o.a. als reservestof bij de beetwortel, glucose bij de ui; opgelost in het celvocht treft men ook nog een ander koolhydraat aan, namelijk de inuline, die als zoodanig gevonden wordt bij de *Dahlia* en bij de *Compositen* in het algemeen.

In onoplosbaren vorm vindt men verder nog de mannanen en galactanen, dus polyosen, die bij hydrolyse leveren mannose en galactose. Deze zitten in de celwanden van het endosperm van vele zaden, die dan zeer dik zijn en waarvan men vroeger zeide, dat zij uit *reservecellulose* bestaan. Voorbeelden leveren vele palmen, zooals de dadel en de steennooten (*Phytelephas macrocarpa* — zie fig. 7), waaruit knoopen gemaakt worden (plantenivoor), en in het algemeen allerlei hoornachtige zaden, zooals de koffieboonen. Ondertusschen kunnen deze zelfde stoffen ook in den vorm van slijm voorkomen, zooals in de wortelknollen onzer inheemsche *Orchis*soorten, de zoogenaamde salepknollen.

Wanneer de reservestoffen verbruikt worden, moeten zij meestal weer worden opgelost, of, als zij al in oplossing zijn, ondergaan zij toch dikwijls nog veranderingen, zooals de inuline, die wordt omgezet in *d*-fructose. Het is vooral bij deze processen, dat enzymen een groote rol spelen en dat men ze gemakkelijk kan isoleeren.

Men kan dan ook dikwijls bepaalde deelen van het zaad aanwijzen, die de enzymen afscheiden. Dat is vooral bij *Monocotylen* het geval, waar de zaadlob als een soort van zuigorgaan functioneert, dat aan den eenen kant de enzymen afscheidt, maar daarnevens ook de opgeloste stoffen weer opneemt en ze naar de ontspruitende kiem toevoert.

Bekend is in dat opzicht vooral ook het zoogenaamde schildje van de kiem van de grassen, dat men afgebeeld vindt in fig. 12 op p. 28, waar het met de letters sc. is aangeduid. Legt men dit schildje op een zetmeelpap, dan kan men waarnemen, hoe

die langzamerhand wordt opgelost door de afgescheiden diastase.

Veel lipase vindt men in vetrijke zaden, zooals die van *Ricinus communis,* waar de wonderolie uit bereid wordt, veel proteasen in vrijwel alle zaden, enz. Bij de kieming ziet men dan ook de aleuronkorrels langzamerhand veranderen; de eiwitkristallen lossen op, evenzoo de globoiden; de aleuronkorrels vullen zich met vocht en gaan zoodoende weer over in gewone vacuolen.

§ 16. Het transport der plastische stoffen.

De vraag, die ons thans zal bezig houden, is deze, langs welke wegen de plastische stoffen uit de bladen vervoerd worden naar de plaatsen van verbruik, dus de groeipunten van wortel en stengel en de bewaarplaatsen van reservevoedsel.

Men kan vooreerst aantoonen, dat in de bladen het transport plaats heeft door de nerven, dus door de vaatbundels. Daartoe snijdt men een nerf door en constateert dan, dat in het gedeelte van het blad, dat door die nerf geïnnerveerd wordt, het zetmeel niet verdwijnt. Het is natuurlijk noodig, daarvoor gebruik te maken van bladen, waar de nerven niet te veel anastomosen vertoonen.

Op soortgelijke wijze kan men van een bladsteel een stukje van de eene helft wegnemen en nu ook weer constateeren, dat in de daarmede overeenstemmende helft van het blad het zetmeel niet verdwijnt, terwijl de andere helft zijn zetmeel gedurende verduistering wel verliest.

Maar hoe gaan die stoffen nu verder? Ten einde op die vraag een antwoord te krijgen, wordt een proef genomen, die men met den naam van *ringwondproef* aanduidt. Bij takken van een *dicotyle* plant met secundairen diktegroei neemt men een ring van peripherisch weefsel weg en wel zoodanig, dat men den geheelen bast op die plaats wegsnijdt tot op het cambium; men draagt er dan zorg voor, dat de wond niet kan uitdrogen door bedekking met bladtin of op een andere wijze en gaat nu na, wat er verder gebeurt.

Wanneer men de proef genomen heeft bij een afgesneden tak, die dan in water wordt gezet, en men heeft er zorg voor gedragen, dat onder de ringwond geen assimileerende bladen te vinden zijn, ziet men na eenigen tijd het optreden van wortels *boven* de ringwond, terwijl daarentegen de wortelbeginsels daaronder

niet uitloopen (zie fig. 155). Men kan dit verklaren, wanneer men aanneemt, dat de ringwond het transport van plastische stoffen onderbroken heeft en dat dientengevolge alleen daarboven het noodige voedsel te vinden is voor de ontwikkeling van die adventiefwortels. Bevinden zich onder de ringwond ook assimi-

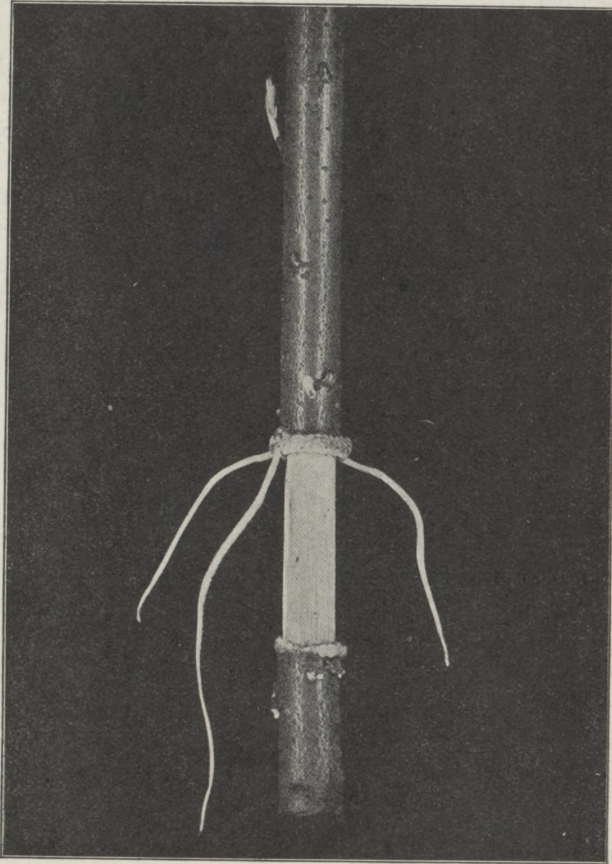


Fig. 155. Ringwondproef. De ringwond werd tot op het cambium gemaakt; callusvorming veel sterker aan de boven- dan aan de onderzijde van de wond. Alleen daarboven ontwikkelen zich ook wortels.

leerende deelen, b.v. groene bladen, dan loopen de wortelbeginsels daaronder wel uit. Hetzelfde is het geval, wanneer de ringwond niet tot op het cambium is gemaakt, wanneer dus een deel van het phloeem is blijven zitten.

Een tweede reeks van verschijnselen heeft betrekking op de vorming van callus; men zal zich herinneren, dat dit een weefsel is, dat na verwonding bij houtige planten pleegt op te treden. Terwijl men nu op de wondvlakte *onder* de ringwond nauwelijks iets van callusvorming kan waarnemen, is die zeer opvallend *boven* de wond; men krijgt dus een beeld als in fig. 155 is weergegeven. Ook hier geldt dezelfde verklaring als bij de wortelontwikkeling.

Eindelijk kan men ook nog onderzoeken, hoe het met den inhoud van het phloeem boven en onder de wond gesteld is. Terwijl nu de elementen daarboven opgevuld zijn met zetmeelkorrels en eiwitstoffen, ontbreken deze onder de wond bijna geheel. Het maakt den indruk, alsof er een stroom van plastische stoffen op weg naar beneden is opgehouden en zich hier nu heeft opgehoopt. Laat men een overlangsche baststrook staan, dan ziet men hier van die ophooping niets. Heeft men zulk een strook daarentegen zóó laten zitten, dat er een winkelhaak in voorkomt, dan is de ophooping weer te vinden aan de wondzijde, die naar beneden gekeerd is. M.a.w. men krijgt den indruk, dat het transport uitsluitend in overlangsche richting plaats heeft en niet zijdelings kan geschieden.

Met *Monocotylen* gelukt de proef niet, wat begrijpelijk is, omdat het daar niet mogelijk is, het geheele phloeem weg te nemen. Daarentegen kan men de proef wel uitvoeren met *Dicotylen* met kruidachtige stengels, omdat het ook daar mogelijk is, door een ringwond het phloeem volledig te verwijderen. Maar ook hier komt een uitzondering voor, namelijk bij die planten, die bicollaterale vaatbundels bezitten, waar dus een mergstandig phloeem wordt aangetroffen. Daar worden de bovengenoemde resultaten niet verkregen. Het behoeft wel nauwelijks gezegd te worden, dat de uitkomst van deze laatste experimenten juist dubbel bewijzend is voor de hier uit alle proeven getrokken conclusie, dat het transport van de plastische stoffen uitsluitend geschiedt door het phloeem.

De algemeene voorstelling is verder, dat de suikers vooral door het bastparenchym, de eiwitstoffen door de zeefvaten getransporteerd zouden worden; maar het is niet in te zien, dat er veel argumenten voor deze meening zijn aan te voeren, afgezien van de vraag, of eiwitstoffen als zoodanig dan wel als aminozuren zouden vervoerd worden.

Men heeft in elk geval kunnen constateeren, dat de levende cellen een rol spelen bij dit transport, want wanneer men een stuk van een bladsteel doodt, door het b.v. in damp van kokend water te houden, vindt geen vervoer van plastische stoffen uit een dergelijk blad meer plaats.

Hoe het transport nu verder plaats heeft, weet men niet. Wel laat zich zeggen, dat het niet door diffusie kan gaan, omdat diffusie een veel te langzaam verloopend proces is; het zou alleen mogelijk zijn, dat het op die wijze door de protoplasmaverbindingen van de eene cel naar de andere plaats had, omdat door die uiterst kleine openingen zeker een versnelling van de diffusie plaats zal hebben. Verder zijn er veel verschillende hypothesen uitgesproken over de wijze, waarop dit transport zou geschieden; de meest waarschijnlijke is die van HUGO DE VRIES, dat daarbij de protoplasmastrooming een rol zou spelen. Over die strooming wordt later gehandeld; daarom volsta hier deze korte vermelding van die veronderstelling, welke echter nog niet aan de feiten getoetst is.

Ten slotte moet ik er nog even op wijzen, dat men dikwijls gewoon is van den stroom van plastische stoffen in den bast te spreken als van den *neerdalenden voedingsstroom*. Ook al zijn er aanduidingen, dat er een neiging bestaat voor het voedsel, om juist naar beneden te stroomen, dan moet daartegenover toch opgemerkt worden, dat er ook veel voedsel is, dat in de stengeltoppen noodig is en dat dus naar boven moet gaan. Het laatste woord is hier trouwens nog lang niet gesproken.

§ 17. BANEN, WAARLANGS HET WATER EN DE DAARIN OPGELOSTE ANORGANISCHE STOFFEN ZICH BEWEGEN.

In de vorige § hebben wij iets geleerd omtrent het transport der plastische voedingsstoffen; thans moeten wij trachten iets naders te weten te komen omtrent het *watertransport*. Deze laatste verkorte uitdrukking zal gebezigd worden, om aan te duiden het transport van water met de daarin opgeloste anorganische stoffen, die uit den bodem opgenomen zijn.

Intusschen valt hieromtrent veel meer te zeggen dan omtrent het transport der plastische stoffen en dus wordt het noodig, hieraan verschillende §§ te wijden, waarbij dan nu in deze §

eerst de vraag beantwoord zal worden, door welke weefsels het watertransport plaats heeft.

Een antwoord op die vraag kan vooreerst weer verkregen worden door de ringwondproef. Ringt men een stam van een boom dicht bij het ondereinde en wel zoover, dat alle bast tot op het cambium weggenomen is, dan ziet men, dat de boom frisch blijft en nog maanden lang blijkbaar voldoende voorzien wordt van water, niettegenstaande de bladen door verdamping aanzienlijke hoeveelheden verliezen. Hieruit volgt dus, dat er door het houtlichaam voldoende water moet gaan, om dit verlies te compenseeren. Neemt men daarentegen de buitenste deelen van het hout weg, dan ziet men den boom spoedig verwelken, zoodat men dus aan moet nemen, dat het water zich bij voorkeur door de peripherische deelen van het houtlichaam beweegt.

Nog op een eenigszins andere wijze is de proef uit te voeren; door namelijk een periode in het voorjaar te kiezen, waarin het verschijnsel voorkomt, dat later met den naam *bloeden* bestempeld zal worden. Dit naar buiten treden van vocht vindt alleen plaats, wanneer het houtlichaam is aangesneden; dus ook het water, dat opgeperst wordt, beweegt zich door het houtlichaam en volstrekt niet door den bast.

Men kan ook de omgekeerde proef nemen en voorzichtig een schijf van het houtlichaam wegsnijden, zonder daarbij den bast meer te beschadigen dan strikt noodzakelijk is, om bij het hout te kunnen komen. Doet men dit, dan verwelkt het boven gelegen gedeelte van boom of tak dadelijk. Dus de bast laat niet voldoende water door om het verdampingsverlies te compenseeren.

Nu zou het echter mogelijk zijn, dat er toch nog wel *eenig* water door den bast heenging; dat dit echter niet zoo is, kan men aantoonen met behulp van een *potometer* (ook wel eens *transpirometer* genoemd).

Een potometer is een toestel, met behulp waarvan men meten kan, hoeveel water door een plant opgezogen wordt. Het beginsel is zeer eenvoudig: men plaatst een bewortelde plant of een afgesneden tak in een glas met water en gaat na, met welke snelheid het water opgenomen wordt, door het dalen van het wateroppervlak in een bepaald tijdsverloop te onderzoeken. Natuurlijk moet de proef zoo uitgevoerd worden, dat dit dalen plaats heeft in een buis, die nauw is en behoorlijk gecalibreerd; terwijl

het ook gewenscht is, de drukking van dit water niet aan te veel veranderingen bloot te stellen. Daarvoor zijn allerlei verschillende toestellen bedacht; een van de eenvoudigste is afgebeeld in fig. 156.

Wanneer men nu een tak, waarvan men een schijf uit het houtlichaam verwijderd heeft, zoodat de communicatie door het hout verbroken is, op een potometer plaatst, ziet men, dat er geen druppel water wordt opgezogen, of m.a.w. het water beweegt zich uitsluitend door het hout heen; daarbij is het

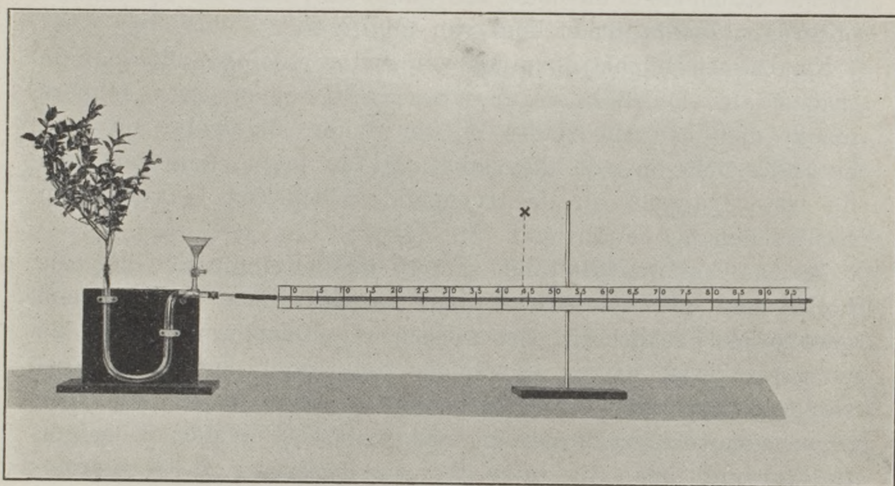


Fig. 156. Potometer. Een verdampende tak is luchtdicht op een U-vormige buis met water bevestigd, waaraan een lange gecalibreerde buis zit. De opzuiging van het water is te zien door verplaatsing van den meniscus, die zich thans bij × bevindt. De trechter dient om het toestel telkens opnieuw met water te vullen.

onverschillig, of men met primair dan wel met secundair xyleem te maken heeft. Alleen is er zooeven reeds op gewezen, dat het voornamelijk de jongste jaarringen zijn, waardoorheen het watertransport plaats heeft.

Wil men nu nog weten, door welke cellen van het hout het water zich beweegt, dan moet tot een andere wijze van proefneming worden overgegaan. Men heeft deze vraag beantwoord, door gebruik te maken van kleurstofoplossingen, die men door afgesneden takken liet opzuigen. Er moet op gewezen worden, dat zulke proeven met groote voorzichtigheid genomen moeten

worden en dat de interpretatie ook dikwijls groote moeilijkheden oplevert. Het is immers niet gezegd, dat daar, waar zich de kleurstof ophoopt, ook het transport plaats heeft; wacht men te lang, dan kan de kleurstof doorgedrongen zijn in elementen, die met het transport niets te maken hebben. Zoo zouden er een aantal bezwaren te maken zijn tegen deze methode.

Ondertusschen heeft toch een zeer zorgvuldig gebruik er van geleid tot de overtuiging, dat het water alleen getransporteerd wordt door de tracheïdale elementen, dus door de houtvaten en de tracheïden, of door een van beide, wanneer het andere ontbreekt, zooals in het hout van *Coniferae*.

Niet alleen bij het opzuigen van water geschiedt dit door de tracheïdale elementen, maar eveneens bij het oppersen. Immers maakt men een sneevlakte bij een boom, die water uitperst, en onderzoekt men de sneevlakte met de loupe, dan kan men de waterdruppels uit de tracheïdale elementen te voorschijn zien treden.

Men zal het waarschijnlijk achten, dat het water zich door de holten der tracheïdale elementen beweegt, maar wil dit toch gaarne met zekerheid zien uitgemaakt. Daartoe kan men de volgende proef nemen, waarbij de vaten of tracheïden dichtgestopt worden met een gelatine-massa. Men neemt daarvoor afgesneden takken, die men in water van 33° C. plaatst; na eenigen tijd vervangt men dit water door een gesmolten 10 $^0/_0$ gelatine-oplossing van dezelfde temperatuur. Plaatst men ze nu daarna weer in koud water, dan zal de gelatine, die opgenomen was, vast worden en daar deze in de lumina der vaten en tracheïden zat, zullen deze verstopt zijn. Er kan nu geen water meer doorgaan en de takken verwelken, ook al staan zij met de basis in water.

Een nog meer directe proef is deze, dat men takken met behulp van een klemkraan dichtschroeft; men kan op den potometer controleeren, dat langzamerhand de hoeveelheid opgenomen water al minder en minder wordt, om eindelijk tot 0 te worden gereduceerd. Opent men dan de klemkraan weer, dan wordt de wateropzuiging hervat.

Nu bevat ook zelfs dicotylenhout geen doorloopende buizen, want de lengte der vaatleden is beperkt. Zoo vindt men voor de lengte daarvan bij de els ongeveer 6,5 cM., bij den hazelaar

11 cM., bij *Aristolochia* 200 cM. In het algemeen zal men bij klimplanten vaatleden van eenige meters lengte kunnen aantreffen. Maar hoe dan ook, ten slotte moet het water toch ergens een wand passeeren, om van het eene tracheïdale element in het andere te komen.

De vraag is, hoe het water door een verhoute celwand heen kan gaan. Om daaromtrent uitsluitsel te krijgen, kan men bij dennenhout het resultaat van filtratieproeven onder druk nagaan. Het blijkt, dat water in de lengterichting er buitengewoon gemakkelijk doorgaat; zoo ging een zuil water van 50 cM. lengte in 1 uur door een stuk hout van 8 cM. lengte. Veel geringer is de gemakkelijkheid, waarmee water in tangentiale richting door dit hout heengaat; immers een zuiltje van dezelfde lengte zakte maar 4—10 cM. in den tijd van 20 uur door een stuk hout heen, dat 1—3,5 cM. lang was. In radiale richting ging er, ook onder druk, in het geheel niets door.

Wanneer men nu bedenkt, dat dennenhout gekarakteriseerd is door de eigenaardige ligging der hofstippels, die alleen op de radiale wanden worden aangetroffen (zie fig. 102—104), en wanneer men zich nog eens in het bizonder fig. 104 voor oogen stelt, waar een tangentiale doorsnede van dit hout is gegeven, dan zal men begrijpen, dat hier het water van de eene tracheïde naar de andere gegaan moet zijn door de hofstippels en wel uitsluitend door deze deelen.

Nog directer kan men hetzelfde aantoonen, wanneer men troebele vloeistoffen filtreert door hout, dat geen open vaten bevat, b.v. ook weer door dennenhout. Men kan daarvoor b.v. gebruik maken van O.I. inkt of van een fijne suspensie van vermiljoen in water. Dan blijkt, dat de vloeistof helder doorloopt (terwijl natuurlijk *Dicotylenhout* met open vaten de vloeistof troebel laat doorgaan), en dat de zwevende deeltjes achtergehouden worden in de opengesneden tracheïden. Onderzoekt men deze nu onder het mikroskoop, dan blijkt, dat de vermiljoenkorreltjes, of wat men ook voor de proef gebezigd heeft, in de hofstippels zitten; dit zijn blijkbaar de filters, waardoorheen het water gegaan is van de eene tracheïde naar de andere.

Een vraag, die natuurlijk licht bij iemand zal opkomen, is deze, hoe het mogelijk is, dat hout *het* weefsel is, waardoorheen het watertransport plaats heeft, terwijl de mensch juist houten voor-

werpen gebruikt, om het doorgaan van water tegen te houden, zooals klompen, vaten, schepen, enz. Een nader onderzoek van die menschelijke producten leert, dat deze, die meestal van kernhout gemaakt zijn, zich hierdoor onderscheiden van het spint, waardoor heen het water zich in hoofdzaak beweegt, dat de hofstippels in dit kernhout eenzijdig zijn aangedrukt. Wanneer men nog eens de fig. 8 beschouwt en zich herinnert, hetgeen over de hofstippels gezegd is, dan zal men inzien, dat daar de torus tegen de eene opening aangedrukt is, en wanneer nu in zulk een geval de hofstippel geen water doorlaat, dan moet dus alleen de margo het deel van de hofstippelmembraan zijn, dat voor water permeabel is.

Overigens kan afstervend en uitdrogend hout nog wel meer veranderingen ondergaan, waardoor het moeilijk water doorlaat. Zoo kunnen de vaten verstopt raken, hetzij door de vorming van wondgom of door het ontstaan van thyllen.

§ 18. De wortelddrukking.

Nu wij geleerd hebben, langs welke banen het water zich beweegt, moeten wij ons afvragen, wat de bewegende krachten zijn, die daarbij werkzaam zijn. In de eerste plaats zullen wij dan hier spreken over een persende kracht, die in de wortels haar zetel heeft.

Wij hebben vroeger gezien, dat het water opgenomen wordt door dat deel van de wortels, waar de epidermis nog levend is, een gedeelte, dat dicht bij den worteltop ligt. Het water, dat aldaar opgenomen is, moet terecht komen in het xyleem, moet dus door de schors heengaan en zoo in den centralen cilinder belanden.

Daarvoor moet dit water dan echter de endodermis passeeren, die juist op deze plaats voorzien is van de eigenaardige kurkbandjes op de radiale en dwarse wanden, die oorzaak zijn, dat deze wanden voor water uiterst moeilijk permeabel zijn. Het water kan dus alleen door de tangentiale wanden heengaan en moet derhalve ook, om van de eene tangentiale wand naar de andere te komen, den celinhoud passeeren, die hier levend is. M.a.w. de levende protoplast der endodermiscellen regelt den toevoer tot den centralen cilinder en vormt wat men wel eens de *drukgrens* heeft genoemd. Het is gebleken, dat de zuigkracht

der schorscellen toeneemt tot aan de endodermis, waar een plotselinge val wordt aangetroffen.

Een verklaring van de werking der endodermiscellen kan men nog volstrekt niet geven. Men kan alleen constateeren, dat door deze cellen water naar boven kan worden geperst, en dat dit werkelijk geschiedt, kan men zien aan een verschijnsel, dat met den naam *druppelen* wordt bestempeld.

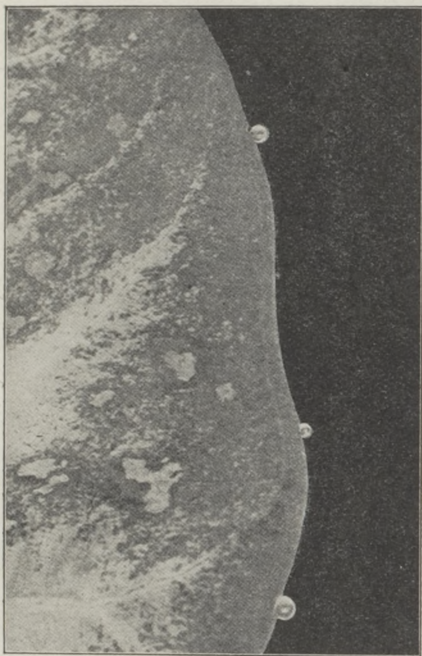


Fig. 157. Stuk van een druppelend witbont blad van Caladium met drie waterdruppels langs den rand.

Vooral na vochtige nachten neemt men dikwijls op de bladen een aantal druppeltjes water waar, die zich hierdoor van den dauw onderscheiden, dat zij zeer regelmatig over het bladoppervlak zijn verdeeld of alleen aan de bladtanden te vinden zijn. Neemt men die druppels weg, dan kan men ze spoedig daarna weer voor den dag zien komen, tenzij de atmosfeer zoo droog wordt, dat zij dadelijk verdampen (fig. 157, zie ook fig. 198). Midden op den dag kan men ze dus ook waarnemen, wanneer men de plant maar in een vochtige omgeving brengt, dus er b.v. een glazen klok over heen zet.

De hoeveelheid water, die te voorschijn komt, is bij verschillende planten niet gelijk; de grootste hoeveelheid werd gevonden bij de groote bladen der *Aracee Colocasia* (kladi in Indië), waar per nacht 9—12 gr., eens zelfs 22,6 gr. verzameld werd.

Onderzoekt men, waar dit water voor den dag komt, dan blijkt, dat het uit de waterporiën naar buiten treedt, waar men de holte daaronder en de intercellulaire holten van het epitheem opgevuld vindt met water. Het is duidelijk, dat dit water uit

de vaatbundels naar buiten geperst wordt en dat het dan naar buiten treedt op de plaatsen van den geringsten weerstand.

Dat deze persing uitgaat van de wortels, kan men bewijzen, wanneer men een plant afsnijdt; dadelijk houdt het druppelen op. Plaatst men dan de afgesneden plant op een omgebogen buis, waar men onder kwikdruk water doorperst, dan kan men het druppelen weer kunstmatig te voorschijn roepen.

Wanneer dit naar buiten tredende water inderdaad deel uitmaakt van den waterstroom, kan men verwachten, dat er opgeloste stoffen in zullen voorkomen. Dat blijkt ook inderdaad het geval te zijn en op de plaatsen, waar de waterporiën zijn, zal dus na verdamping een weinig van de zouten achterblijven, die met dat water mee opstegen. Zoo kan men op die plekken somtijds, zooals bij steenbreeksoorten *(Saxifraga)* schubbetjes van $CaCO_3$ aantreffen, een andere maal, zooals bij *Tamarix*, kristallen van NaCl.

Een verschijnsel, dat hiermede niet verward moet worden, is de wateruitpersing door actief werkzame hydathoden, zooals men ze bij verschillende tropische planten aantreft, b.v. bij peper. Daar zijn het al of niet vervormde epidermiscellen, die zelf vloeistof afscheiden en die niet direct in verbinding staan met een vaatbundel. Wanneer men deze cellen doodt door het blad te bestrijken met een sublimaatoplossing, houdt de afscheiding op, iets wat niet het geval is bij de zooeven besproken epitheem-hydathoden.

Natuurlijk is ook het eerst besproken druppelen een levensverschijnsel, maar daar moet de oorzaak in de levende wortelcellen gezocht worden, meer in het bizonder vermoedelijk in de endodermiscellen; die cellen doen dus iets soortgelijks als de epidermiscellen van *Piper*.

Men kan het verschijnsel trouwens nog algemeener opvatten. Bij schimmelkulturen ziet men dikwijls, dat het mycelium met kleine druppeltjes bezet is, die, wanneer men ze met een weinig filtreerpapier heeft weggezogen, weer terug komen, mits de omgeving vochtig genoeg wordt gehouden. Dit druppelen treedt bij enkele schimmels zóó sterk op (fig. 158), dat zij er hun naam aan danken, zooals *Pilobolus crystallinus*. In dat laatste geval is het één enkele cel, die het water uitperst, terwijl diezelfde cel het direct uit de voedingsoplossing heeft opgenomen.

De vraag mag dus wellicht gesteld worden, of het niet een algemeene eigenschap van levende cellen zou kunnen zijn, om water naar buiten te persen. Bovendien heeft men neiging hiermee in verband te brengen het verschijnsel der pulseerende vacuolen, dat men bij enkele lagere planten kan aantreffen.



Fig. 158. Pilobolus crystallinus met sporangiën, druppelend.

Als voorbeeld noem ik de myxamoeben, waar men vacuolen aantreft, die op een bepaald oogenblik hun inhoud naar buiten uitstorten, ten gevolge waarvan zij plotseling onzichtbaar worden, om dan langzamerhand op dezelfde plek weer te ontstaan (zie fig. 3). Wanneer wij over bewegingen bij planten spreken, zal

er nog iets meer van gezegd worden; het was nu alleen maar noodig er even op te wijzen wegens het verband, dat er wellicht bestaat met het druppelen.

Evengoed als men dit verschijnsel van den worteldruk nu in zijn gevolgen — het druppelen — kan waarnemen bij de intacte plant, kan men het ook zien na verwonding. In de eerste plaats bij zulke wonden, die aan natuurlijke oorzaken zijn toe te schrijven, zooals daar, waar knopschubben of andere bladen zijn afgeworpen. Daar kan men, zoolang de wond nog niet geheel is afgesloten, dikwijls waterdruppels voor den dag zien treden.

Maar veel duidelijker wordt het, wanneer men een tak, of nog beter, wanneer men een stam vlak boven den grond afsnijdt. Dan kunnen aanzienlijke hoeveelheden water voor den dag komen, welk verschijnsel men met den naam *bloeden* bestempelt.

Het bloedingsverschijnsel is bij onze boomen vooral in het voorjaar bij het uitloopen van de knoppen goed te zien; bekende voorbeelden zijn de wijnstok en de berk. Daarbij blijkt dan, dat de hoeveelheid individueel verschillend is, maar vooral sterk afwisselt bij verschillende soorten. Enkele cijfers kunnen dit illustreeren; een brandnetel (*Urtica urens*) gaf in 2 dagen 11 ccM., een wijnstok per dag 10—950 ccM., een 12-jarige berk leverde in 7 dagen 36 L. ALEXANDER VON HUMBOLDT verkreeg uit een bloemstengel van een *Agave* in 4—5 maanden 995 L. vloeistof. LECOMTE uit een *Musanga*-stam per uur zelfs 0,71 L.

Men kan zich nu ook de vraag stellen, hoe groot de druk is, waaronder het bloedingsvocht uit den stengel te voorschijn komt. Ten einde daaromtrent eenig uitsluitsel te krijgen, heeft men proeven genomen op de wijze, als in fig. 159 afgebeeld is, d.w.z. men heeft op een stamstuk een open kwikmanometer geplaatst en dan afgelezen, welken stand het kwik krijgt.

Dergelijke cijfers geven dan, wat de *bloedingsdruk* genoemd wordt, en het is wel te begrijpen, dat deze nogal verschillend wordt gevonden, wanneer men diverse planten onderzoekt. Zoo werd waargenomen een kwikdruk, uitgedrukt in cM., bij de moerbezie (*Morus alba*) van 1, 2, bij den esch (*Fraxinus excelsior*) van 2, 1, bij de brandnetel (*Urtica dioica*) van 46, bij den wijnstok (*Vitis vinifera*) van 107, bij den berk (*Betula alba*) van 139 en ten slotte als maximum bij *Schizolobium excelsum*, een op Java gekweekte boom, zelfs van 8 atmosferen.

Toch is het natuurlijk de vraag, of deze drukkingen iets te maken hebben met die, welke werkelijk binnen den stam heerschen bij een onaangesneden plant. Wij komen daar zoo

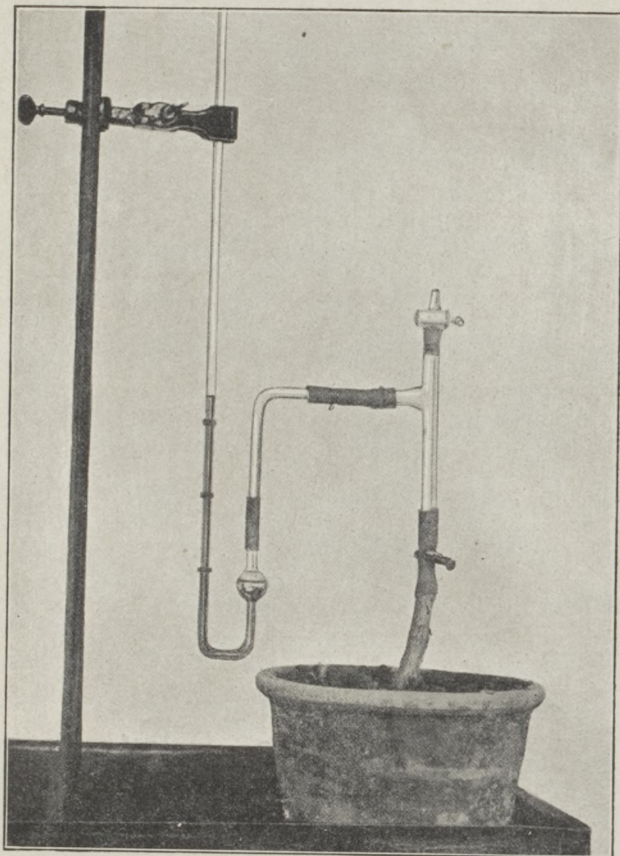


Fig. 159. Fuchsiaplant, waarvan het bovenaardsche deel is afgesneden, terwijl op den wortelstomp een glazen buis met een T-stuk is bevestigd, waaraan een open kwikmanometer zit. Tengevolge van den worteldruk is het kwik in den open arm voortdurend gestegen; de merken geven den stand telkens na 24 uur aan.

straks nog even op terug, willen er nu slechts op wijzen, dat het bloedingsverschijnsel alleen bij levende planten te zien is en dat het ook op dezelfde wijze onder den invloed staat van uitwendige omstandigheden als de levende cel.

Zoo kan onttrekking van zuurstof of chloroformiseeren het bloeden tot stilstand brengen; de vochtigheidstoestand van den grond is van grooten invloed, evenzoo de temperatuur en eindelijk is wel gebleken, dat verandering van druk de hoeveelheid bloedingsvocht doet stijgen.

Belangrijker is, dat er een zekere periodiciteit in het verschijnsel wordt waargenomen; vooreerst is er een dagelijksche periode herkenbaar, maar nog veel opvallender is de invloed van het jaargetijde. De meeste boomen vertoonen het bloedingsverschijnsel het sterkst in het voorjaar; in andere tijden is het veel minder opvallend; er zijn zelfs maanden, waarin het geheel stilstaat, zoo bij den wijnstok in Januari, bij den berk in November en December, bij den Canadeeschen populier van Augustus tot April. In die tijden van stilstand is het dan somtijds nog wel mogelijk het bloeden op te wekken door verwarming van de aarde, of door het begieten er van met een zoutoplossing en daarna met water.

Somtijds kan men in het bloedingsvocht vrij aanzienlijke hoeveelheden organische stoffen aantreffen, zoo b.v. suikers in het voorjaar bij den berk en den suikerahorn (*Acer saccharinum*). Die hoeveelheid is zoo groot, dat de Germanen dit berkensap lieten gisten tot berkenwijn of meth, dat uit den suikerahorn zelfs suiker gemaakt wordt (maple-sugar in de Vereenigde Staten, vooral als stroop gebruikt). Men heeft uit dergelijke feiten vroeger de gevolgtrekking gemaakt, dat in het voorjaar, bij de oplossing van de reservestoffen in het hout, deze in opgesloten toestand geperst zouden worden in de waterbanen en dat dan dus door de tracheïden en de vaten water met organische stoffen getransporteerd zou worden, omdat de gewone wegen in den bast niet ruim genoeg zouden zijn. Proeven van den laatsten tijd hebben twijfel doen opkomen tegen deze voorstelling en de vraag doen rijzen, of de organische stoffen, die men in dit bloedingsvocht aantreft, niet min of meer van pathologischen aard zouden zijn, dus alleen daarin gekomen als gevolg van de verwonding.

Dat laatste zou dan geheel overeenstemmen, met hetgeen men waarneemt bij de bereiding van enkele suikerhoudende vloeistoffen in de tropen. Zoo wordt bij insnijding uit de bloeiwijzen van sommige palmen, vooral de suikerpalm (*Arenga saccharifera*) een suikerhoudende vloeistof verkregen, die lang daaruit blijft

vloeien -en die bij indamping o.a. de zoogenaamde Javaansche suiker (goela djawa) levert. Bij insnijding van den bloemstengel van een *Agave americana* kan maandenlang een suikerhoudende vloeistof voor den dag komen, die de Mexicaan laat gisten tot zijn nationalen drank, de pulque.

Wanneer men dit alles weet, dan treden de opgaven omtrent hoeveelheden uitgevloeid sap in een eigenaardig licht en dan moet men zich in het algemeen afvragen, of de proeven over bloedingsdrukking wel veel kunnen leeren, omtrent hetgeen er in de intacte plant geschiedt. Men zal ze in elk geval met groote voorzichtigheid moeten interpreteeren, wanneer het geldt er conclusies uit te trekken omtrent het watertransport.

§ 19. De verdamping als oorzaak van watertransport.

Toen in een vroegere § gesproken werd over de toename in gewicht van een plant tengevolge van de CO_2-assimilatie, werd er altijd op gewezen, dat het hier gold een toename van het drooggewicht. Immers, een plant verliest ook aan gewicht door verdamping van water en dit gewichtsverlies is zeer aanzienlijk; iedereen kan zich hiervan overtuigen door een plant in een pot op een balans te zetten, den pot en de aarde zorgvuldig af te sluiten, zoodat deze door verdamping geen water kunnen verliezen en 24 uur later weer te wegen. Men zal dan constateeren een gewichtsverlies, dat opvallend veel grooter is dan het bedrag, dat alleen een gevolg zou zijn van de ademhaling.

Die verdamping is geen gewoon physisch verschijnsel, maar hangt samen met den levenden toestand van de plant. Men kan dit gemakkelijk zien, door het gewichtsverlies van een levende en dat van een doode tak of plant met elkaar te vergelijken. Maar men kan dit ook gemakkelijk begrijpen; immers, denken wij ons eens ter vereenvoudiging één enkele cel, die aan de lucht is blootgesteld en die dus in staat zal zijn te verdampen. De celwand zal aan de oppervlakte waterdeeltjes verliezen, die in gasvorm overgaan en die in den celwand als imbibitiewater gezeten waren. Daardoor zal het evenwicht van die cel (gesteld dat alles in evenwicht was) verbroken worden en er moeten deeltjes imbibitiewater uit de diepere lagen van den celwand aan de oppervlakte komen, die op hun beurt weer vervangen

zullen worden door imbibitiewater van het protoplasma, dat ten slotte zijn verlies moet trachten aan te vullen uit het celvocht; zooals wij vroeger reeds uitvoerig bespraken, is dit een vloeistof, die water met des te grooter kracht vasthoudt, naarmate de osmotische druk grooter is. In laatste instantie zal het dus afhangen van den osmotischen druk van de cel, of er veel of weinig water verdampen zal. Wij komen hieronder nog nader op deze beschouwing terug, wanneer wij de wateropzuiging mede in aanmerking nemen.

Deelen, die van nature aan de lucht zijn blootgesteld, zijn gewoonlijk voorzien van inrichtingen, waardoor een te sterke verdamping voorkomen wordt. Anders is het bij de inwendige cellen van de plant; deze verliezen, aan de lucht blootgesteld, dan ook gemakkelijk zooveel water, dat zij te gronde gaan. Hetzelfde geldt voor ondergedoken waterplanten; iedereen weet, dat deze zeer spoedig verwelken, wanneer men ze uit het water genomen heeft.

Die bescherming van deelen tegen te sterke verdamping is dikwijls te danken aan de aanwezigheid van een cuticula op de epidermis. Neemt men b.v. een appel en bepaalt men hier het gewichtsverlies door verdamping met en zonder schil, dan vindt men een aanzienlijk onderscheid. Zoo werd gevonden in 2 maal 24 uur een gewichtsverlies van 8 gram bij een geschilden appel, terwijl het bij een appel met schil minder dan 1 gr. had bedragen. Bij mikroskopisch onderzoek blijkt hier een epidermis met dikke cuticula aanwezig te zijn. Er volgt uit het voorgaande dus ook al, dat leerachtige bladen, die steeds in het bezit zijn van een dikke cuticula, dientengevolge weinig verdamping aan hun oppervlakte zullen vertoonen.

Een waslaag op de opperhuid zal de *cuticulaire verdamping* nog verder doen verminderen. Opzettelijke proeven hebben dit aangetoond. Zoo bleek een blad van een sering in 15 uur te verdampen 0,22 gr. water en, nadat men het wasovertreksel door wassching verwijderd had, 0,38 gr.

Daar, waar secundaire diktegroei heeft plaats gehad, wordt de epidermis, zooals men weet, meestal vervangen door een kurkhuid. Ook deze laat water zeer moeilijk door en dientengevolge vindt aan de oppervlakte van een kurkhuid slechts een zeer geringe verdamping plaats. Zoo werd gevonden, dat een aardappel in

2 maal 24 uur nog geen gram water verdampte, terwijl een andere aardappel, waarvan de schil — dus de kurkhuid — verwijderd was, in dienzelfden tijd en onder dezelfde omstandigheden een gewichtsverlies vertoonde van 9 gram.

Het behoeft wel nauwelijks gezegd te worden, dat lenticellen een middel tot communicatie zijn tusschen de intercellulaire holten binnen de plant en de buitenlucht en dat hierdoorheen dus wel gaswisseling kan plaats hebben. Wanneer men dan ook bij een takje, b.v. van de vlier, de lenticellen met was afsluit, blijkt de verdamping geringer te zijn dan bij open lenticellen.

De deelen van hoogere planten, waar de verdamping uit den aard der zaak het grootst is, zijn de bladen, daar deze een zeer aanzienlijk oppervlak bezitten in verhouding tot de massa. Men kan dit trouwens ook door directe metingen bewijzen. Maar wanneer men den anatomischen bouw der bladen in aanmerking neemt, zal men wel begrijpen, dat er nog bepaalde openingen zijn, waardoor waterdamp ontwijken kan; dat zijn de huidmondjes. Deze verleenen toegang eerst tot de inwendige ademholte en verder tot de overige intercellulaire holten van het blad; hetzelfde geldt natuurlijk ook voor de huidmondjes, die men op stengels aantreft, maar daar spelen zij een veel geringere rol.

Men kan dien samenhang tusschen de intercellulaire holten van de schors (of het daarmee overeenkomende bladmoes in het blad) en de buitenlucht door middel van de huidmondjes ook proefondervindelijk aantoonen met behulp van zeer eenvoudige toestelletjes. Het allereenvoudigst wel, wanneer men een blad met zijn steel vastmaakt in een glas met water, waarin het luchtdicht bevestigd wordt; wanneer men dan een luchtverdunde ruimte boven dit water in het glas doet ontstaan b.v. door een waterstraalluchtpomp, wordt er lucht door het blad heen gezogen, die binnen moet treden door de stomata en die door den bladsteel uittreedt. Of men kan ook de omgekeerde proef nemen en onder kwikdruk lucht persen in een bladsteel van een blad, waarvan men de schijf onder water houdt. Men ziet dan uit de huidmondjes een groot aantal luchtbelletjes naar buiten komen.

Bedenkt men, dat het aantal huidmondjes op een blad zeer groot kan zijn (bij een blad van een zonnebloem b.v. ongeveer 13000000), dan komt het er minder op aan, dat de spleet van elk dier stomata maar een wijdte bezit van 0,007 mM. Intusschen

werd er vroeger (in § 10), bij bespreking van het binnentreden van het CO_2, reeds op gewezen, dat de eigenaardigheden van de diffusie van gassen door zeer nauwe openingen ten gevolge hebben, dat een blad er, wat zijn gaswisseling betreft, uitziet, alsof er bijna in het geheel geen opperhuid is.

Hier moet echter een belangrijke restrictie gemaakt worden; bij al die beschouwingen is aangenomen, dat de huidmondjes geopend waren en wij hebben reeds bij de bespreking van de morphologie gezien, dat de huidmondjes al of niet geopend zijn, afhankelijk van de grootte van de sluitcel.

De vraag, die hier nu behandeld moet worden, is deze, waarvan de grootte van die sluitcel afhankelijk is. Het blijkt, dat die geregeld wordt door den turgor en dat deze zeer wisselend kan zijn, omdat de sluitcel in staat is, de hoeveelheid osmotisch werkzame stoffen sterke wijzigingen te doen ondergaan. Wij hebben vroeger reeds gezien, dat de sluitcellen bladgroenkorrels bevatten; in deze nu kan men somtijds groote hoeveelheden zetmeel aantreffen, terwijl dan de reactie op reduceerende suiker in het celvocht weinig resultaat oplevert. Maar op andere tijden is er zeer veel suiker in het celvocht en treft men weinig zetmeel in de chloroplasten aan. Het maakt dus den indruk, alsof de cel in staat is willekeurig het zetmeel in suiker om te zetten, of het omgekeerde proces te doen plaats hebben. Het zal wel onnoodig zijn te zeggen, dat er een grootere osmotische druk in de sluitcellen zal heerschen, wanneer er veel suiker in het celvocht komt. Er is nu in enkele gevallen gemeten, dat de turgor van de sluitcellen van bladen, wanneer de huidmondjes gesloten zijn, ongeveer 20 atmosferen bedraagt, dat die waarde echter op kan loopen tot 80 atm. en dat daarmee gepaard gaat een wijd geopend zijn van de stomata. Wij hebben vroeger reeds gezien, dat een vergrooting van de sluitcellen, in verband met hun eigenaardigen vorm, ten gevolge moet hebben, dat de stomata zich openen.

Hetgeen tot nu toe gezegd werd, geldt voor zulke bladen, bij welke een onbeperkte hoeveelheid water ter beschikking van de sluitcellen staat, waar dus steeds het maximum van turgorspanning wordt gevonden. Maar wanneer er niet genoeg water is, zal de sluitcel meer of minder ontspannen worden, onafhankelijk van de osmotisch werkzame stoffen in het celvocht en de sluiting

van het huidmondje vindt plaats. Dat geschiedt dus in de natuur bij verwelkende bladen, zooals men dit in ons klimaat somtijds aan het einde van een zeer warmen dag kan zien, maar zooals het in de tropen in den drogen moesson bij zonsondergang vrij algemeen bij kruidachtige planten kan worden waargenomen.

Van uitwendige omstandigheden, die invloed uitoefenen op de wijdte der stomata, moet in het bizonder genoemd worden het licht. Wanneer men over dag de opperhuid van een blad van *Amaryllis formosissima* in drogen toestand onder het mikroskoop onderzoekt, vindt men de stomata wijd geopend (er wordt verondersteld, dat het blad goed frisch is). Voegt men vervolgens water toe, dan ziet men meestal de huidmondjes nog wijder open gaan, m. a. w. de sterkste graad van turgorspanning was nog niet bereikt; meestal gaan de huidmondjes later weer iets meer dicht ten gevolge van de drukking, door de nevencellen uitgeoefend. Die nevencellen hebben bij andere bladen geen invloed, en wanneer men het blad van *Amaryllis* eerst bloot had gesteld aan de volle zon, dan zou de turgor van de sluitcellen zoo groot zijn geworden, dat de nevencellen niet meer in staat waren geweest, een vermindering van de wijdte van de huidmondjes tot stand te brengen.

Des nachts zijn de huidmondjes in het algemeen gesloten en men kan ditzelfde ook over dag teweeg brengen, door het blad in duister te zetten. Terwijl vroeger wel eens getwijfeld werd, of dit verschijnsel bij alle gewassen voorkomt, hebben onderzoekingen van de laatste jaren wel waarschijnlijk gemaakt, dat alle planten hun stomata in het donker sluiten. Daarentegen schijnen bij sterk waterverlies niet alle huidmondjes dicht te gaan, in het bizonder niet bij waterplanten. Het gevolg daarvan zou dan zijn, dat zulke waterplanten ook veel eerder de nadeelige gevolgen van watergebrek zullen ondervinden dan landplanten.

Wanneer men oordeelen wil over het al of niet gesloten zijn van huidmondjes, kan men gebruik maken van het mikroskopisch onderzoek. Daarbij wordt het blad echter beschadigd en wanneer men een zelfde blad weer wil onderzoeken kan deze methode dus geen dienst doen. Hetzelfde bezwaar geldt ook tegen de *infiltratiemethode*, waarbij men een druppel paraffinum liquidum op het blad brengt; deze dringt dadelijk binnen en maakt het blad doorschijnend, wanneer de stomata geopend zijn,

terwijl bij dichte huidmondjes van dit alles niets te zien is.

Beter is het gebruik van collodiumvliesjes, die men op het blad laat ontstaan en die in afdruk den omtrek van de cellen van de opperhuid weergeven; maar ook hier vindt beschadiging



Fig. 160. Porometer. Aan den onderkant van een Ficusblad is een open klokje bevestigd, dat in verbinding staat met een T-buis. Het eene uiteinde daarvan is in water gedompeld; zuigt men nu aan het andere uiteinde, dan stijgt dit water in de buis op. Sluit men daarna de klemkraan, dan zal men het water langzaam zien dalen in verband met de doorzuiging van lucht door de stomata van het blad.

plaats en daarom is het zeker het beste gebruik te maken van den *porometer* van F. Darwin.

Bij den porometer, zooals die in fig. 160 is weergegeven, heeft men een klein klokje luchtdicht op een blad bevestigd, en daarna

door zuiging aan een zijbuisje, uit een bakje water in de buis, die aan het klokje verbonden is, opgezogen; men gaat nu na, in hoeveel tijd de opgestegen vloeistof over een bepaalden afstand daalt. Die daling is natuurlijk een gevolg van de snelheid, waarmee lucht door de huidmondjes naar binnen wordt gezogen en deze snelheid is weer afhankelijk van de wijdte der stomata. Wil men een porometer gedurende langen tijd voor waarnemingen gebruiken, dan kan men er een registreer-inrichting aan verbinden; het zou te ver voeren, om dit vrij samengestelde toestel hier te beschrijven.

Terwijl wij indertijd gezien hebben, dat de huidmondjes de toevoeropeningen zijn voor het CO_2, laat het zich nu begrijpen. dat de huidmondjes juist in het licht geopend zijn. Maar wij kunnen ons nu ook voorstellen, dat er door de geopende huidmondjes eveneens een stroom van waterdamp naar buiten kan gaan, welke waterdamp in de intercellulaire holten moet ontstaan door de verdamping van de aangrenzende cellen. Zijn de stomata gesloten, dan zullen de intercellulaire holten spoedig gevuld raken met lucht, die met waterdamp verzadigd is, en de verdamping binnen in het blad komt tot stilstand.

In tegenstelling met de cuticulaire verdamping wordt hier gesproken van *stomataire verdamping*. Deze naam is zeer onjuist gekozen, want de verdamping vindt niet in de stomata plaats, maar in het inwendige van het blad; de huidmondjes dienen alleen als uitvoeropeningen van den waterdamp.

Men is gemakkelijk in staat, de twee vormen van verdamping met elkaar te vergelijken door gebruik te maken van een mengsel van cacaoboter en was, dat bij gewone temperatuur vast is, maar boven 30° vloeibaar. Dit kan nu in vloeibaren toestand op een blad gestreken worden en het zal dan na afkoeling de verdamping van dat bladvlak, waarop het aangebracht is, volkomen verhinderen. Kiest men voor de proef bladen, die alleen aan de onderzijde van huidmondjes voorzien zijn, dan kan men in het eene geval door weging de verdamping van de cuticula aan den bovenkant bepalen en in het andere geval de cuticulaire plus de stomataire verdamping aan den onderkant.

Bij wijze van schatting kan men hetzelfde bereiken, door gebruik te maken van kobaltpapier, dat is filtreerpapier, dat doortrokken is met een kobaltzout. Dit heeft namelijk de eigen-

aardigheid, dat het in drogen toestand blauw ziet, maar dat het bij bevochtiging van kleur verandert en zeer licht rose gekleurd wordt. Legt men nu een stukje blauw kobaltpapier, bedekt door een plaatje mica, te gelijker tijd op den bovenkant en op den onderkant van een blad, dat slechts aan de ééne zijde stomata bezit, dan kan men de relatieve snelheid van de verdamping meten door den tijd na te gaan, waarin het kobaltpapier van kleur verandert.

Kwantitatief heeft men de verhouding van de verdamping aan de twee kanten van een blad ook bepaald met behulp van het toestel van Garreau. Dit bestaat uit twee even groote klokjes, die ter weerszijden van een blad luchtdicht bevestigd worden. In elk klokje bevindt zich een bakje met $CaCl_2$, waarvan het gewicht voor en na de proef bepaald wordt; het gewichtsverschil is een maat voor de hoeveelheid waterdamp, die afgegeven werd. In het volgende tabelletje vindt men het resultaat, dat dergelijke proeven hebben opgeleverd:

	Aantal stomata per mM^2.		Verhouding tusschen de verdamping.	
	boven	onder	boven	onder
Aucuba japonica . . .	0	145	1	40,0
Ficus elastica	0	207	1	14,5
Hydrangea hortensis .	0	124	1	8,3
Brassica Rapa	373	726	1	2,4
Helianthus annuus . .	207	250	1	1,25

Zooals men ziet, bestaat er een zekere overeenstemming tusschen het aantal stomata en de verdamping, zonder dat men nochthans kan zeggen, dat er evenredigheid te vinden is Dat liet zich ook nauwelijks verwachten, wanneer men in aanmerking neemt, dat de vorm en de bouw der stomata eveneens van grooten invloed moeten zijn, dat de cuticulaire verdamping, ook al is die gering in vergelijking met de stomataire, toch niet geheel in het niet zinkt en dat die cuticulaire verdamping bij verschillende planten een verschillende waarde heeft.

Uit het voorgaande laat zich natuurlijk gemakkelijk afleiden, wat de invloed van uitwendige omstandigheden op de verdamping in het algemeen zal zijn. Dan heeft men in de eerste plaats te maken met den gewonen physischen invloed; d.w.z. de verdamping zal des te grooter zijn, naarmate de temperatuur hooger

is en de vochtigheidstoestand van de omringende lucht lager.

Maar daarnevens doet zich de physiologische invloed gelden, vooral door de regeling van de wijdte der huidmondjes. Niet alleen dus, dat overdag stomataire plus cuticulaire verdamping voorkomen, terwijl 's nachts alleen de laatste overweegt, maar de verdamping zal des te sterker zijn, naarmate het licht intensiever is; daarmee zal dan ook gepaard gaan sterke afkoeling van de verdampende plant. Ik verwijs hierbij nog eens naar § 12, waar een berekening is gemaakt van de hoeveelheid zonne-energie, die door de plant verbruikt wordt en waarbij ook rekening gehouden is met de verdamping van het water.

Nog een physiologische invloed zal zich doen gelden, dat namelijk een cel des te sterker zal verdampen, naarmate zij meer water bevat, daar de verdamping afhankelijk is van de concentratie van het celvocht. Hoe vochtiger en hoe warmer de grond, des te sterker is dus ook de verdamping.

Men zal dus een dagelijksche periode van de verdamping kunnen vinden, die echter in zeer sterke mate afhankelijk is van de heerschende uitwendige omstandigheden. Wanneer het overdag zeer zwaar bewolkt is geweest en daarbij een lage temperatuur en veel waterdamp in de atmosfeer voorkwamen, kan de verdamping zoo gering zijn, dat die zelfs door die van den nacht zoo niet overtroffen, dan toch ingehaald wordt. Een groote rol speelt daarbij ook de luchtbeweging; wanneer er veel wind is, zoodat de vochtige lucht, die door de stomata naar buiten treedt, dadelijk wordt weggenomen, zal er een bizonder sterke verdamping plaats hebben. Dat kan zoo ver gaan, dat in streken, waar voortdurend hevige winden heerschen, een groot aantal planten door uitdroging te gronde gaan, of ten minste de jonge deelen spoedig afsterven ten gevolge van te sterke verdamping. Dan ontwikkelen zich de jonge spruiten meer in het bizonder aan den van den wind afgekeerden kant en de boomen krijgen het uiterlijk, dat iedereen wel kent van onze in de nabijheid der zee gelegen streken; zij maken den indruk, alsof zij weggewaaid zijn van het Zuidwesten naar het Noordoosten.

Vraagt men naar cijfers, die de grootte van de verdamping weergeven, dan spreekt het van zelf, dat deze voor verschillende planten zeer uiteen loopen, maar men kan in het algemeen toch wel zeggen, dat per vierkanten cM. bladoppervlak in 24 uur, op

heldere dagen, in ons klimaat, verdampt wordt 1—10 gr. water. Dat kan voor een betrekkelijk kleine plant als een zonnebloem reeds vrij veel worden; zoo werd bij een plant, die 1340 gr. woog, eens gevonden 560 gr., een andere maal zelfs 800 gr. in de 24 uur.

Het behoeft wel geen betoog, dat het voor groote boomen veel en veel meer wordt, maar aan den anderen kant zal men ook begrijpen, dat de hiervoor opgegeven cijfers uiterst globaal zijn en dus met het noodige voorbehoud moeten worden aanvaard. Zoo heeft men berekend, dat een berk met ongeveer 200000 bladen op warme dagen 300—400 Kilo water verdampt. Wanneer men aanneemt, dat 1 Hektare beukenbosch 400—600 115-jarige boomen zou bevatten, dan zou dit tusschen 1 Juni en 1 December verdampen 2400000—3500000 Kilo water.

Wanneer de watervoorziening van een streek ten behoeve van den landbouw ter sprake komt, zal men steeds moeten trachten nauwkeurige cijfers te verkrijgen omtrent de waterbehoefte van de te kweeken gewassen; dit geschiedt op Java b.v. voor de rijst en het suikerriet.

Wij moeten nu ten slotte nog spreken over het verband tusschen de verdamping en de wateropzuiging. Wanneer een plantencel en dus ook een heel plantendeel door verdamping water verliest en dit niet opnieuw kan opnemen, treedt al spoedig plasmolyse in. Heeft deze niet te lang geduurd, dan kan men die weer terug doen gaan, door de cel in water te brengen en haar dus in de gelegenheid te stellen, water op te zuigen. Men kan dit goed zien, wanneer men een tak van een plant afsnijdt en dezen een tijd lang droog neerlegt, totdat hij begint te verwelken; plaatst men den tak dan in water, dan treedt herstel in, terwijl te gelijker tijd water wordt opgezogen. Doet men de proef zoo, dat het water onder kwikdruk in den tak geperst wordt, dan zal het herstel veel spoediger kunnen plaats hebben. In de natuur kan men iets dergelijks waarnemen, wanneer aan het einde van zeer warme zonnige dagen kruidachtige planten hun bladen slap laten hangen ten gevolge van te sterke verdamping. Gedurende den nacht treedt herstel in; de verdamping is dan gering en bovendien wordt er water ingeperst door de worteldrukking.

Maar meestal gaat de zaak veel geleidelijker en gaat met verdamping gepaard een voldoende wateropname, zoodat het

ten minste niet tot verwelken toe komt. Wij moeten ons nu nog eens het schema van fig. 141 in het geheugen terug roepen en er op wijzen, dat wij in der tijd de ruimte tusschen de lijnen GO_T en OO_T hebben aangewezen als een aanduiding van de grootte van de kracht, waarmede de cel water zal trachten op te nemen, of, zooals wij het toen reeds genoemd hebben, van de *zuigkracht* van de cel.

Die zuigkracht is dus 0 bij een cel, die volkomen turgescent is; alleen wanneer deze water verloren heeft, zal zij weer in staat zijn, water op te zuigen. Brengen wij een dergelijke cel in een ruimte, die geheel met waterdamp verzadigd is, dan zal zij niets opnemen. Maar is er mogelijkheid tot verdamping, dan zal er ook water worden opgezogen. De energie, die, door de zon geleverd, de vloeistofdeeltjes in damp omzet, zal dan gebezigd worden, om het water omhoog te doen stijgen.

Omgekeerd zal men in staat zijn, water uit een cel te persen, wanneer men er een voldoende drukking op laat werken. Dat is geschied door DIXON en JOLLY, die bebladerde takken van verschillende planten gebracht hebben in een ruimte, waarin de lucht met behulp van een perspomp werd samengeperst, terwijl het uiteinde van den tak buiten die ruimte in een glas met water stond. Toen de drukking grooter geworden was dan de osmotische druk der bladcellen bij volkomen ontspanning, zagen zij de bladen slap worden en te gelijker tijd trad water uit de onderste sneevlakte naar buiten. Dit is zelfs een middel geworden tot bepaling van de grootte van den turgor; zij vonden voor de zonnebloem éénmaal 13, een ander maal 20 atm., voor een linde (*Tilia americana*) 20 atm., voor den goudenregen (*Cytisus Laburnum*) één maal 20, een anderen keer zelfs 26,6 atm.

Terwijl in het schema sprake was van één enkele cel, werd hier in de proef gewerkt met een geheel orgaan. In beginsel is het daar niet anders; nu grenst de verdampende cel aan andere, die hun water moeten afstaan en het op hunne beurt weer uit andere cellen opnemen, totdat men ten slotte aan het waterreservoir terecht komt, dat de uiteinden der vaatbundels in hun spiraaltracheïden bezitten. Daar wordt dus een zuiging uitgeoefend op dit water, die zich naar beneden toe kan voortplanten; wij komen daarop in de volgende § terug.

Men kan het zich eenigszins voorstellen door middel van het

nevensgaande schema (zie fig. 161). Een poreus potje is met water gevuld en staat door middel van een lange buis, die ook vol water is, in verbinding met een bakje met water. Om het poreuse potje heen is een blaas gebonden en de ruimte daartusschen is gevuld met een sterke suikeroplossing. Wanneer men er nu voor gezorgd heeft, dat in het poreuse potje en eveneens in de blaas een neerslagmembraan van ferrocyaankoper is aangebracht, dan zal er door osmose water in de blaas treden zoolang, totdat deze volkomen gespannen is. Te gelijkertijd zullen er nu waterdeeltjes naar buiten diffundeeren en daar in damp kunnen overgaan. Voor elk verdampend waterdeeltje zal een overeenkomstig deeltje uit het waterreservoir moeten worden opgenomen.

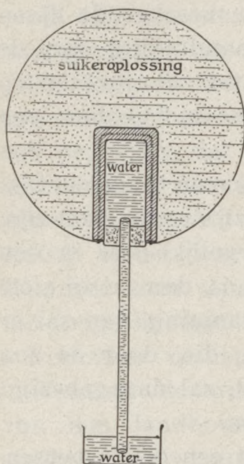


Fig. 161. Schema, om het opstijgen van water bij een verdampende plantencel te verduidelijken. In het bakje bevindt zich water, eveneens in de daarin staande glazen buis, die door een kurk gestoken is en zoo binnen een poreus potje eindigt; dit is eveneens met water gevuld. In den wand van het poreuse potje is een semipermeabele neerslagmembraan aangebracht. Daarbuiten bevindt zich een suikeroplossing, die door een blaas gesloten is en die zoo lang water kan opnemen, totdat zij gespannen is. Het evenwicht wordt dan verbroken, wanneer er deeltjes water aan de oppervlakte van de blaas verdampen; ten gevolge daarvan zal de kunstmatige cel een zuigkracht op het water in poreuse cel, buis en bakje uitoefenen.

Men kan met behulp van een potometer, die vroeger reeds beschreven werd (zie fig. 156), bepalen, hoeveel water opgenomen wordt door een afgesneden tak van een plant, of ook door een geheele bewortelde plant. Te gelijker tijd kan door weging worden nagegaan, hoeveel water er verdampt wordt en nu kan men dus wateropzuiging en verdamping met elkaar vergelijken.

Doet men dit, dan vindt men, dat op den duur wateropname en verdamping aan elkaar gelijk zijn, maar dat dit niet geldt voor korte tijdperken. Dat was iets, wat men reeds kon verwachten uit de genoemde gevallen, waar ook in de natuur het opgenomen water niet voldoende is, om het door verdamping geleden verlies dadelijk volledig te herstellen.

Dat de zuigkracht inderdaad in verband staat met de verdamping, kan men gemakkelijk laten zien, wanneer men een tak

op een potometer plaatst en dan nagaat hoeveel water in een bepaalden tijd opgezogen wordt. Wordt de tak in een ruimte gezet, waar de lucht met waterdamp verzadigd is, dan zal de verdamping stilstaan en nu zal men ook weldra de wateropzuiging tot stilstand zien komen; deze zal wederom beginnen, wanneer er weer verdamping mogelijk is.

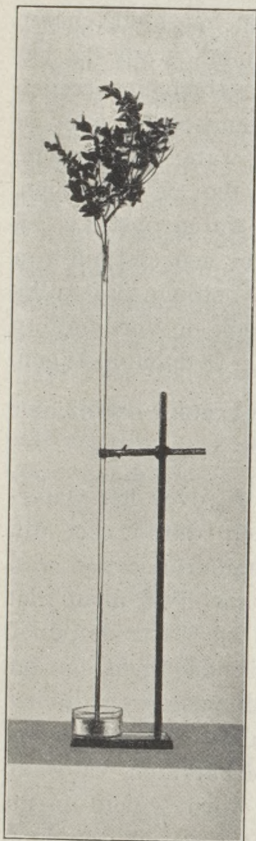


Fig. 162. Tak van een myrte, luchtdicht bevestigd op een glazen buis met water, die met het ondereinde in een kwikbak is geplaatst. Ten gevolge van de zuigkracht van den verdampenden tak is het kwik in de buis een eind ver opgestegen.

Men zou kunnen trachten, de zuigkracht van zulk een verdampenden tak te meten op de wijze in fig. 162 aangegeven; d.w.z. men zet een tak luchtdicht in een buis, die met water gevuld is en die met zijn ondereinde in een bak met kwik is geplaatst. Er zal dan water worden opgezogen; dit wordt vervangen door kwik en men zal nu kunnen meten, welke hoogte dit kwik in de proef bereikt. Ondertusschen blijkt, dat die proef toch eigenaardige bezwaren heeft, want op een zeker oogenblik ziet men, dat er luchtbelletjes uit het ondereinde van den tak naar buiten treden in het water, meer in het bizonder uit bast en schors en dat dientengevolge het kwik gaat zakken. Men komt dus nooit verder dan tot een resultaat, dat als een minimum is op te vatten. De gevonden stijghoogte is degene, die in elk geval kan worden bereikt; maar het valt volstrekt niet te zeggen, hoe ver men van de bereikbare stijghoogte verwijderd is. Bij kruidachtige planten stijgt het kwik gewoonlijk een 10—30 cM. en het hoogste, dat bereikt is, bedraagt 76 cM. kwik.

Uit het voorgaande laat zich natuurlijk reeds de conclusie trekken, dat de spanning, die binnen in het houtlichaam heerscht, in sterke mate afhankelijk zal zijn van de verdamping. Is die verdamping klein, dan kan het voorkomen, dat het water in het houtlichaam onder druk staat en bij door-

snijding kan men het bestaan van den worteldruk constateeren. Maar is de verdamping groot, dan kan zich het verschijnsel voordoen, dat de spanning in het hout veel geringer is dan de dampkringsdruk; men zegt dan, dat er binnen het houtlichaam een *negatieve druk* heerscht. Snijdt men een tak, waar dit het geval is, af, dan zal er dadelijk lucht in de waterbanen treden en ten gevolge daarvan zal de tak later, wanneer hij weer in water gezet wordt, dikwijls moeilijk in staat zijn, water op te nemen. Snijdt men zulk een tak onder kwik door, dan zal men zien, dat dit over een aanzienlijken afstand in de vaten opstijgt; bij *Robinia* is zelfs gevonden, dat het kwik over een afstand van 50 cM. kon stijgen. Het behoeft wel geen betoog, dat zulke kleine spanningen meehelpen om, wanneer ook de verdamping mocht stilstaan, toch water in het houtlichaam te doen opstijgen.

§ 20. Algemeene beschouwingen en samenvattend overzicht van het watertransport.

Wanneer wij nog eens samenvatten, wat wij over het watertransport in de plant te weten zijn gekomen, dan is het dit, dat het water opgenomen wordt door de epidermiscellen van den wortel, zoolang deze nog levend zijn, waarbij zij al of niet uitgegroeid kunnen zijn tot wortelharen, dat het water dan door de schorscellen heen naar den centralen cilinder gaat en dat het daarbij de levende endodermiscellen moet passeeren, die het water met een zekeren druk in den centralen cilinder persen. Daar komt het allereerst in de ring- en spiraalvaten, vanwaar het naar de verdere tracheïdale elementen wordt geleid en nu door deze naar boven wordt geperst; het beweegt zich dan door de lumina en passeert de wanden door de hofstippels heen, waar meer speciaal de margo als filter werkt, terwijl daarentegen de torus impermeabel is voor water. Behalve die persende krachten zijn er ook zuigende, die speciaal in de bladen gevonden worden, waar de bladcellen verdampen en dank zij hun osmotischen druk een sterke zuigkracht uitoefenen, die, zich voortplantende, het eerst zal werken op de spiraaltracheïden van de uiteinden der vaatbundels en die zich van hieruit voort zal planten in het verdere houtlichaam. De spanning, die binnen het hout zal worden aangetroffen, is afhankelijk van het verschil tusschen de zuigkracht der bladen en den worteldruk.

Men kan nu beginnen met het stellen van nog enkele vragen; vooreerst hoe snel gaat het watertransport? Men heeft om dit te bepalen, den bodem begoten met een oplossing van $LiNO_3$ en na een zekeren tijd nagegaan, hoe ver het Li-zout was opgestegen; dat is gemakkelijk te zien, wanneer men een spectroscoop te hulp neemt, omdat het Li gekarakteriseerd is door een zeer eigenaardige lijn in het rood, terwijl het aan den anderen kant niet in de plant wordt aangetroffen, wanneer men den bodem niet met het zout begoten heeft.

Een andere methode van onderzoek bestaat hierin, dat men een kleurstofoplossing laat opzuigen en nu de snelheid bepaalt, waarmee deze naar boven gaat; de gevaren, aan het gebruik van kleurstofoplossingen verbonden, werden vroeger reeds besproken.

Het resultaat van deze verschillende onderzoekingen is geweest, dat men, zooals te verwachten was, bij verschillende planten niet dezelfde uitkomsten kreeg. Hieronder volgen enkele cijfers voor de snelheid van het watertransport, die dit doen zien:

Mais	36	cM. per uur.
Zonnebloem	63	„ „ „
Wilg	85	„ „ „
Pisang	100	„ „ „
Tabak	118	„ „ „
Acacia lophanta	154	„ „ „
Berk	200	„ „ „
Pompoen	600	„ „ „

Een tweede vraag, die gesteld werd, is deze, of het geheele watertransport zich laat verklaren met behulp van de krachten, die tot nu toe genoemd werden, of dat er wellicht nog gedacht moet worden aan de medewerking van de levende cellen van het hout. Daaromtrent is bij de plantkundigen nog geen eenstemmigheid bereikt.

Er zijn daaromtrent proeven genomen, waarbij men onderzocht heeft, of het water ook getransporteerd wordt door hout, dat geen levende elementen meer bevat. Ten eerste heeft men met groote boomen geëxperimenteerd; die werden vastgebonden aan de boomen van hun omgeving, zoodat zij, na vlak bij den grond te zijn doorgezaagd, toch nog bleven hangen. Daarna werden die boomen in een pikrinezuuroplossing geplaatst, die vervolgens

vervangen werd door een eosineoplossing. Het bleek nu, dat, niettegenstaande de levende cellen van het hout gedood waren, de eosine toch opsteeg tot in de hoogste takken der boomen. In een tweede reeks van proeven werd gebruik gemaakt van een blauwen regen (*Wistaria* of *Glycine sinensis*). Deze plant heeft evenals andere lianen zeer buigbare stengels. Het was dus mogelijk de plant los te maken van den muur, waarlangs zij gegroeid was, en den stengel daarna over een lengte van 10 Meter op te rollen en in een ketel met kokend water te stoppen. Nadat op die wijze de stengel gedood was, werd hij weer in zijn vroegeren stand aan den muur vastgebonden en nu het ondereinde in een oplossing van eosine gezet. Het bleek, dat de roode kleurstof tot in de hoogste takken en bladen opsteeg. Men mag uit deze proeven de gevolgtrekking maken, dat het watertransport, ten minste gedurende een korten tijd, mogelijk is zonder de medewerking van de mergstraalcellen en de houtparenchymcellen, maar dit bewijst niet, dat het op den duur kan, en ook niet, dat het in de intacte plant evenzoo gaat. Om daaromtrent zekerheid te verkrijgen, zou men de *hoeveelheid* opgestegen vloeistof bij een levenden en een gedooden stengel moeten vergelijken. Dat is echter nog niet geschied, daar aan de proef te veel moeilijkheden verbonden zijn, die men nog niet heeft kunnen overwinnen.

De plantkundigen, die meenen, dat de levende cellen van het hout niet meewerken bij het watertransport, wijzen op den hoogen osmotischen druk van de bladcellen, die het mogelijk zou maken, dat er waterzuilen werden opgeheven, die 100—200 Meter hoog zijn, wanneer men ten minste de weerstanden binnen het hout verwaarloozen mag. Zij meenen, dat hiertegen geen bezwaren kunnen bestaan, omdat water een zeer groote cohaesie bezit, zoodat het zelfs aan een rekking van 50 atmosferen weerstand biedt tegen scheuren. Dit water moet dan echter aan bepaalde voorwaarden voldoen; het moet o.a. volkomen zuiver zijn en mag ook geen opgeloste lucht bevatten, omdat zich anders zeer gemakkelijk een klein belletje vormen kan, dat aanleiding is tot doorscheuren.

Nu komt er inderdaad lucht in het hout voor, maar het is wel gebleken, dat die hoeveelheid zeer gering is in de jongste jaarringen; en men mag immers, zooals vroeger reeds gezegd werd, aannemen, dat zij de hoofdwaterbanen van de plant uitmaken.

Beperkt men zijn beschouwing tot *Coniferenhout*, dan behoeft die lucht nog geen onoverkomelijk bezwaar op te leveren. Immers, dan zal een eenmaal gevormde luchtbel opgesloten blijven binnen een tracheïde; er zal daarbinnen bij verdere zuiging wel een luchtverdunde ruimte ontstaan, maar de hofstippelmembranen, die geen lucht doorlaten, worden dan eenzijdig naar buiten aangedrukt en de tracheïde is als een eilandje te midden van de waterbanen uitgeschakeld. Ontstaat er later een positieve drukking, dan kunnen de hofstippelmembranen weer naar binnen gedrukt worden en er treedt water in, dat ten slotte de luchtbel kan oplossen, zoodat een dergelijke tracheïde niet voor goed buiten de waterbanen zal komen te liggen.

Maar zoodra men zich bezig houdt met *Dicotylenhout* worden de moeilijkheden veel grooter, vooral in zulke gevallen, waar de tracheïden geheel ontbreken. Daar vormen de luchtbellen, wanneer zij eenmaal ontstaan zijn, een onoverkomelijke verhindering tegen de verplaatsing van de tusschengelegen waterzuiltjes. Immers elke grens van water en lucht zal een holle meniscus zijn, die een zekeren weerstand tegen verplaatsing zal bieden; heeft men nu een aantal van die zuiltjes — een zoogenaamde JAMIN*sche keten* —, dan zijn ook sterke krachten niet in staat een dergelijke zuil te verplaatsen.

In enkele gevallen heeft men gezien, dat bij vaten, die voorzien zijn van spiraalvormige wandverdikkingen, een met water gevulde ruimte over blijft tusschen de luchtbel en den wand van het vat. Daar kan zich nu het water in een spiraallijn langs bewegen, zooals met kleurstofoplossingen inderdaad is waargenomen; maar dan blijft er van doorloopende waterzuiltjes zonder lucht niet veel meer over.

Een bezwaar, dat waard is nog even genoemd te worden, is dit, dat het houtlichaam niet geheel en al van de buitenlucht is afgesloten. Wel kan men aantoonen, dat bij niet al te groote drukverschillen geen lucht uit de schors en den bast in het houtlichaam terecht komt en omgekeerd ook geen gassen uittreden, maar bij zeer sterke negatieve spanningen, schijnt er toch wel lucht van buiten in het hout te kunnen komen.

In elk geval is er lucht te vinden in de intercellulaire holten, die men tusschen het houtparenchym en de mergstraalcellen aantreft. Bij de ademhaling van deze levende cellen zal de zuurstof

van die lucht verbruikt worden en vervangen door CO_2. Dit laatste nu zal zeer snel door diffusie verdwijnen en zoodoende zal er een vermindering van de drukking tot stand komen, waarbij dus zeer zeker de levende cellen meegewerkt hebben. Overigens moet men zeggen, dat de vraag naar de medewerking van de levende elementen van het hout nog op haar oplossing wacht.

Alleen zou men er op kunnen wijzen, dat het bloedingsvocht in het voorjaar suikers bevat, dat deze afkomstig zijn uit de mergstraalcellen en het houtparenchym, dat dus hieruit in elk geval blijkt, dat deze cellen in staat zijn, stoffen aan de tracheïdale elementen af te geven. Op die mogelijkheid wijzen ook de eenzijdige hofstippels, die men tusschen sommige mergstraalcellen en de tracheïdale elementen vindt.

Bovendien kan er hier nog eens aan herinnerd worden, dat er bij de bespreking van het druppelen op gewezen is, dat potentieel elke levende cel in staat moet zijn, water uit te persen; alleen wordt dit vermogen bij bepaalde cellen sterker ontwikkeld aangetroffen. Waarom zou dan aan de levende cellen van het hout dit vermogen moeten worden betwist?

§ 21. Gedrag van verschillende planten ten opzichte van de beschikbare hoeveelheid water.

Wanneer men de verschillende planten op aarde met elkaar vergelijkt, dan zal men al spoedig inzien, dat zij zeer verschillende eischen stellen ten opzichte van de hoeveelheid water, die zij noodig hebben om te kunnen blijven bestaan. Iedereen denkt daarbij aan den eenen kant aan de gewassen der woestijnen, aan den anderen kant aan de planten, die in het water of ten minste op zeer vochtige standplaatsen leven.

Beschouwen wij de allerlaagste planten, dan zien wij, dat deze in het algemeen in water worden aangetroffen, of ten minste in een uiterst vochtige omgeving. Ook de parasitische vormen daaronder worden door hun voedsterplanten of door de dierlijke weefsels, waarin zij voorkomen, tegen uitdroging voldoende beschermd. Bepaalde inrichtingen, waardoor dergelijke planten beschermd worden tegen watergebrek, treft men dan ook niet aan. Eigenlijk is ook nog nauwelijks sprake van een waterabsorbeerend deel en evenmin van watertransportbanen. Wel komen

er onder die lagere vormen voor, die op droge standplaatsen leven, maar die vormen bezitten dan het vermogen, vrij wel geheel te kunnen verdrogen, zonder dat de dood intreedt. Ik wijs als voorbeeld slechts op sommige wieren, die op boomen worden aangetroffen, en vooral op de korstmossen of *Lichenen*. Soortgelijke eigenschappen vindt men bij sommige ontwikkelingstoestanden van lagere planten, zooals de sporen der *Bacteriën* en de conidiën der schimmels.

Bij de mossen vindt men eigenlijk ook nog een half waterleven; alleen de moskapsel heeft zich daar min of meer onafhankelijk van gemaakt en daarop treft men dan ook de eerste huidmondjes aan. De moskapsel toch strooit haar sporen in de lucht uit, terwijl deze dan echter voor hun verdere ontwikkeling weer vocht noodig hebben. Zooals men weet, ontbreken ook bij de mossen echte wortels, terwijl van vaatbundels evenmin iets is waar te nemen; hoogstens zou men een eerste aanduiding van vaatbundels in het midden van het stengeltje en vooral van de mosvrucht kunnen meenen te zien.

Pas bij de *Pteridophyten* treedt een houtlichaam op en daarmee gaat gepaard de ontwikkeling van echte wortels. Toch is ook hier het xyleem, evenals trouwens bij de *Gymnospermen,* nog in een meer primitieven toestand aanwezig, ten gevolge van het ontbreken van echte vaten.

Wanneer men zich nu verder beperkt tot die planten, die hout bezitten, dan kan men in het algemeen een zeker parallelisme opmerken tusschen de ontwikkeling van het xyleem en de waterbehoefte van de plant. Zoo kan men wel zeker zijn, dat planten met zeer weinig ontwikkeld houtlichaam, waar weinig of geen vaten en tracheïden in voorkomen, alleen kunnen leven op enkele uiterst vochtige plekken of in het water. Daar vindt men dan ook inderdaad dergelijke bizonderheden van het xyleem.

Zulke planten, in het water voorkomende, zou men kunnen noemen *hydrophyten*. Men zal wel niet verwachten, dat men bij deze gewassen bizondere inrichtingen zal aantreffen ten behoeve van het watertransport of het verkrijgen van het water. Maar anders is het gesteld met de landplanten, die in meerdere of mindere mate aan het gevaar van uitdroging zullen zijn blootgesteld.

Ten opzichte hiervan onderscheidt men de planten in *hygrophyten, xerophyten* en *tropophyten*. *Hygrophyten* zijn planten,

die op zeer vochtige standplaatsen worden aangetroffen, *xerophyten* daarentegen zijn de planten van droge groeiplaatsen, terwijl *tropophyten* zulke planten zijn, die een gedeelte van het jaar in een vochtige omgeving verkeeren en gedurende den overigen tijd aan het gevaar van uitdroging zijn blootgesteld.

Hygrophyten onderscheiden zich in het algemeen door het bezit van een dunne cuticula; de bladen zijn dun en vlak uitgespreid, zoodat zij een groot verdampend oppervlak bezitten; er komen veel stomata voor, die dikwijls boven de oppervlakte van de epidermis zijn opgeheven, zoodat de wind elk deeltje waterdamp, dat zich vormt, dadelijk wegneemt, en de intercellulaire holten zijn in het algemeen wijd. Al deze eigenaardigheden maken, dat zulke hygrophyten nergens anders leven kunnen dan op zeer vochtige standplaatsen.

Xerophyten daarentegen kunnen tengevolge van hun bizondere struktuur ook op zeer droge standplaatsen leven. Wij vinden daar tweeërlei inrichtingen, die dit teweeg brengen, namelijk zulke, die als waterreservoir functioneeren en andere, die de verdamping doen afnemen.

Waterreservoirs doen zich gewoonlijk voor als een zoogenaamd waterweefsel, d.w.z. men vindt groote cellen met weinig protoplasma en een zeer groote centrale vacuole met waterig celvocht; in tijden van droogte kunnen deze cellen een gedeelte van hun water aan de overige cellen van de plant afgeven, terwijl zij zich weer geheel vullen, wanneer er overvloed van water is. Dit waterweefsel ligt dikwijls onder de opperhuid, maar het kan ook veel dieper liggen en een zoo groote uitgebreidheid krijgen, dat er zoogenaamde *vleezige planten* optreden, die men ook wel *succulenten* noemt.

Men kan onderscheid maken tusschen *bladsucculenten* en *stengelsucculenten*. Tot de eerste behooren in onze flora b.v. de gewone muurpeper (*Sedum acre*) en verschillende halophyten van het groene strand, zooals de zeekraal (*Salicornia herbacea*). Maar veel bekender zijn nog de *Agave*-soorten uit tropisch Amerika, en de *Aloë's*, *Echeveria's*, *Mesembryanthemum's* en andere gewassen van onze kassen. Onder de stengelsucculenten zou men sommige tropische *Orchideae* met opgezwollen stengelleden (zoogenaamde schijnknollen) kunnen rekenen, maar vooral behooren hiertoe de *Cacteae* (fig. 163), die van overwegende beteekenis zijn voor

de warmere streken van Amerika, voor zoover die aan watergebrek lijden; verder de planten, die daar in uiterlijk mee overeenstemmen, ofschoon zij tot een geheel andere groep van planten behooren, namelijk sommige tropische wolfsmelksoorten *(Euphorbia)* uit Afrika en Azië en de Zuid-Afrikaansche *Stapelia's,* die tot de familie der *Asclepiadaceae* gerekend worden.

Vermindering van de verdamping wordt dikwijls verkregen door verkleining van het verdampende oppervlak. Men kan dit dan in dien vorm aantreffen, dat de bladen tot kleine schubbetjes zijn gereduceerd, terwijl de stengels min of meer bolvormig zijn geworden, zooals bij de *Cacteae Mamillaria, Echinocactus* en *Melocactus;* de laatstgenoemde hoogst eigenaardige vormen uit het plantenrijk treft men b.v. op Curaçao in aantal aan. In mindere mate vindt men iets dergelijks bij tal van planten met cilindrische stengels en gereduceerde bladen (zie fig. 163), of met cilindrische bladen. Het zou te ver voeren, deze hier in bizonderheid te vermelden; een ieder kan daar trouwens gemakkelijk voorbeelden van vinden.



Fig. 163. Groote Cereus, in Arizona groeiende.

Verder wordt de verdamping dikwijls verminderd door een dikke cuticula, zooals men die bij leerachtige bladen aantreft, of door een waslaag op de cuticula en vooral door de ligging en den bouw van de stomata. Bij xerophyten vindt men weinig huidmondjes per eenheid van bladoppervlak, terwijl zij gewoonlijk ingezonken liggen met een uitwendige ademholte, zooals in fig. 38 is afgebeeld; daardoor ontstaat een windstille ruimte, ten gevolge

waarvan de waterdamp, die naar buiten treedt, niet dadelijk weer wordt weggenomen. Dikwijls komen ook de huidmondjes samen uit in een gemeenschappelijke holte, zooals die bij de bladen van den oleander *(Nerium Oleander)* wordt gevonden; nog geringer zal de verdamping zijn bij planten als de kraaiheide *(Empetrum nigrum),* waar het blad opgerold is tot een buis; aan de binnenzijde van die buis zitten de stomata, zoodat alleen aan het uiteinde, bij den bladtop, een communicatie met de buitenlucht bestaat en dus mogelijkheid tot het ontwijken van den waterdamp. Ook hier moet met deze korte aanduidingen volstaan worden, daar wij ons anders te ver op het gebied der oekologische plantengeographie zouden gaan begeven.

Tropophyten vertoonen dikwijls een periodische verkleining van het verdampende oppervlak, in dien vorm, dat zij in den vochtigen tijd zich voordoen als hygrophyten, in den drogen tijd daarentegen een xerophytischen bouw vertoonen. Zoo is het o.a. gesteld met onze boomen, die in den winter bladerloos staan; dit is begrijpelijk, omdat in den winter bij de lage temperatuur van den bodem de wortels moeilijk water kunnen opnemen. De boom is aan alle kanten omgeven door een kurkhuid, die weinig water doorlaat; alleen die boomen behouden dan ook bij ons in den winter hun bladen, bij welke, zooals bij de hulst en de den, deze deelen leerachtig van aard zijn. Opvallend is daarbij ook, dat de eenige plant onder de *Coniferen* met teere, kruidachtige bladen, de lorkeboom (*Larix europaea*), in den herfst zijn bladen verliest. Het afwerpen der bladen in den herfst is overigens volstrekt geen verschijnsel, dat samenhangt met lage temperaturen, want men treft het ook bij vele tropische boomen aan. Daar ziet men dan dikwijls, dat deze, zooals de djatiboom *(Tectona grandis*), hun bladen eveneens afwerpen bij het begin van den drogen tijd. Een djatibosch van Midden-Java ziet er in den Oost-moesson geheel uit als een Europeesch bosch in den herfst.

Andere tropophyten leven in het ongunstige jaargetijde, waarin zij anders te veel water zouden verliezen, onderaardsch als rhizoom of knol of bol, of eindelijk als zaad en ontplooien hun hygrophile deelen alleen in de vochtige vegetatieperiode. Dit is vooral bekend van steppengebieden en zelfs van woestijnen. Sommige van de woestijnplanten kunnen in enkele weken hun volledige ontwikkeling doormaken, zoodat zij alleen groen zien

in die korte periode, waarin de regens vallen, terwijl zij den verderen tijd als zaad in den bodem rusten.

Nederland levert een voorbeeld van een tropophytenklimaat, zooals reeds opgemerkt werd, terwijl een groot deel van Insulinde en Suriname de meest typische voorbeelden van hygrophytenklimaten zijn en eindelijk Curaçao, Aruba en Bonaire een xerophytenklimaat bezitten.

De hoeveelheid beschikbaar water bepaalt in hoofdzaak ook welke *plantenformaties* men in een bepaald klimaat zal aantreffen. Als zoodanig onderscheidt men hoofdzakelijk drie verschillende formaties, namelijk: *houtgewas*, *grasgrond* en *woestijn*.

Wanneer gedurende het grootste gedeelte van het jaar in den ondergrond voldoende water aanwezig is vindt men houtgewas. Het is daarbij onverschillig, of dit water aan neerslag dan wel aan iets anders te danken is. Is het een gevolg van neerslag en valt die in hoofdzaak in de vegetatieperiode, dan krijgt men typische hygrophytische boomen of heesters; valt de neerslag daarentegen juist in de rustperiode van de vegetatie, zoodat in de eigenlijke vegetatieperiode het klimaat droog is, dan krijgt men xerophytisch houtgewas, zooals in het Middellandsche-zeegebied of in Californië.

Wanneer de ondergrond droog is en de bovengrond in de vegetatieperiode ten gevolge van herhaaldeiijk vallende regens vochtig blijft, krijgt men een grasgrondformatie, zooals die in de prairieën van Noord- en de savanna's van Zuid-Amerika typisch ontwikkeld is.

Is eindelijk noch de voorwaarde voor houtgewas, noch die voor grasgrond gerealiseerd, dan ontstaan woestijnen.

Het is hier weer niet de plaats, uitvoerig op deze zaken in te gaan, die ten slotte tot het gebied van de plantengeographie behooren. Alleen wensch ik nog op één punt te wijzen: waar een bepaald klimaat heerscht, kan de invloed van den bodem van dien aard zijn, dat er een andere formatie ontstaat, dan met het klimaat overeenstemt. Twee voorbeelden van dergelijke bodeminvloeden, of zooals men ook wel zegt *edaphische* invloeden, zullen hier nog gegeven worden. In een prairiegebied vindt men langs de rivieren, waar de ondergrond voortdurend vochtig blijft, wouden, dus houtgewas; men spreekt dan van *galerij-*

bosschen. Aan den anderen kant vindt men in Suriname, dat een typisch houtgewasklimaat bezit, eigenaardige bodemomstandigheden, waar een zeer doorlaatbaar onvruchtbaar zand wordt aangetroffen en waar dientengevolge zich savanna's hebben ontwikkeld.

Bij ons te lande vindt men typische voorbeelden van edaphische invloeden, die op het karakter van de vegetatie hebben ingewerkt: in onze heidevelden, onze venen en onze groene stranden op schorren en slikken.

§ 22. Chemosynthetische assimilatie van het koolzuur.

Tot nu toe hebben wij ons steeds bezig gehouden met de voeding der autotrophe planten, maar daarbij uitsluitend over die gewassen gesproken, die, dank zij de aanwezigheid van chlorophyl, CO_2 assimileeren; daarbij wordt gebruik gemaakt van de energie van het licht om de organische stoffen uit het koolzuur en water op te bouwen. Men spreekt daar dan ook van *photosynthetische assimilatie;* daartegenover staat nu de *chemosynthetische*, waar de energie verkregen wordt door scheikundige omzettingen, die verschillend van aard kunnen zijn.

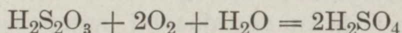
Dergelijke processen zijn nog slechts gedurende enkele tientallen van jaren bekend en het is mogelijk, dat later blijken zal, dat er meer van zulke processen op aarde plaats hebben, dan men nu wel aanneemt. Het zijn alles bacteriën, waar die chemosynthese is waargenomen en daarbij dan nog bacteriën met een betrekkelijk eenvoudige stofwisseling, zoodat men ze wel eens rekent tot de *prototrophe* organismen.

De bacteriën, waar men deze verschijnselen het langste kent, zijn de vroeger reeds besproken nitrificeeringsorganismen. Zooals toen reeds vermeld werd, ontdekte Winogradsky in 1890, dat er bacteriën bestaan, die NH_3 tot HNO_2 en HNO_2 tot HNO_3 kunnen oxydeeren, en dat deze bacteriën in bijna elken grond worden aangetroffen. Ook werd toen reeds vermeld, dat de ontwikkeling van zulke nitrificeeringsorganismen alleen mogelijk is in een zuiver anorganische voedingsoplossing; organische stoffen werken op deze bacteriën schadelijk. De vraag lag dus voor de hand, waar die wezens hun koolstofverbindingen uit bereiden; Winogradsky meende, dat dit geschieden zou uit de

carbonaten van de voedingsoplossing, maar later is gebleken, dat dit alleen maar indirect geschiedt, omdat uit die carbonaten door de gevormde zuren CO_2 wordt vrij gemaakt. Inderdaad zijn zulke *Nitroso-* en *Nitrobacteriën* in staat, het CO_2 van de atmosfeer op te nemen en daaruit organische verbindingen te bereiden.

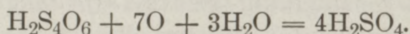
De daarvoor noodige energie verkrijgen zij door de verbranding van NH_3 tot HNO_2 en van HNO_2 tot HNO_3. Daarbij valt op te merken, dat bij het eerstgenoemde proces de verbranding van een grammolecuul een hoeveelheid van 90600 calorieën geeft, bij het tweede een van 18000 calorieën. WINOGRADSKY kon berekenen, dat voor de assimilatie van 1 deel C de verbranding van 33—37 deelen N noodig is.

Een tweede groep van bacteriën, waarvan geconstateerd kon worden, dat zij autotrooph zijn, werd gevonden in den golf van Napels; het zijn de thiosulfaatbacteriën, die wel leven kunnen met organische stoffen, maar die deze niet aantasten. Zij verkrijgen hun energie door de oxydatie van thiozwavelzuur tot zwavelzuur:



$$H_2S_2O_3 + 2O_2 + H_2O = 2H_2SO_4$$

en van tetrathionzuur tot zwavelzuur:



$$H_2S_4O_6 + 7O + 3H_2O = 4H_2SO_4.$$

Door deze oxydatie worden zij in staat gesteld CO_2 te assimileeren.

Ook de zwavelbacteriën, die H_2S tot S en H_2O, of tot H_2SO_4 oxydeeren, zijn in staat CO_2 te assimileeren; deze organismen zullen in § 27 nader besproken worden.

Andere groepen van bacteriën, waarbij men met eenige waarschijnlijkheid heeft kunnen aantoonen, dat zij autotrooph zijn en dat zij dus in staat zijn het CO_2 te assimileeren met behulp van de chemische energie, die bij verbrandingsprocessen in vrijheid komt, zijn de *Bacillus methanicus* van SÖHNGEN, die methaan oxydeeren kan, en de *Bacillus pantotrophus* van KASERER, die in staat is H te oxydeeren tot water en die uit H en CO_2 H . COH maakt.

Eindelijk zijn er nog bacteriën, waarvan alleen vermoed wordt, dat zij in staat zijn chemosynthetisch CO_2 te assimileeren; daaronder de later te bespreken ijzerbacteriën.

Wie er van houdt, hypothesen op te stellen over het eerste leven op aarde, kan zijn hart ophalen aan deze prototrophe organismen. Voordat men ze kende, voelden zulke hypothesenmakers steeds als een groote moeilijkheid, dat zonder chlorophyl geen leven denkbaar is en dat dus de eerste organismen gedacht moesten worden als bladgroenhoudend. D.w.z., dat aangenomen moest worden, dat zij reeds vrij gecompliceerd van bouw waren. Nu is het schijnbaar veel eenvoudiger, ofschoon een iets dieper indenken in zulke processen toch wel zal doen zien, dat men hier eigenlijk niets verder is gekomen. Met wetenschap hebben dergelijke beschouwingen trouwens niet veel te maken.

§ 23. De voeding der heterotrophe planten.

Wanneer men afziet van de kleine groep van niet-groene organismen, die chemosynthetisch organische stof kunnen maken, kan men zeggen, dat alle andere levende wezens, die bladgroen missen, wat hun voeding betreft, aangewezen zijn op organische stoffen. Deze zijn altijd afkomstig van andere organismen, hetzij planten of dieren; zij kunnen daarbij opgenomen worden, nadat die organismen gestorven zijn, of nog tijdens hun leven. Men onderscheidt naar aanleiding daarvan *saprophyten* en *parasieten*, terwijl men ze gezamenlijk bestempelt met den naam *heterotrophen*, omdat zij voor hun voeding afhankelijk zijn van andere levende wezens.

Wanneer men iets nauwer toeziet, is het onderscheid tusschen autotrophe en heterotrophe planten ten slotte niet zoo groot, als het in het eerst wel lijkt. Men heeft toch verschillende lagere wieren in reinkultuur kunnen kweeken en toen kunnen aantoonen, dat zij wanneer men ze in een zuiver anorganische voedingsoplossing kultiveerde, licht noodig hadden om te kunnen assimileeren, maar dat dezelfde organismen in het donker zeer goed waren te kweeken, mits men hun organische stoffen als voedsel gaf. Dus die lagere wieren kan men willekeurig autotrooph of heterotrooph laten leven.

Hoe is het nu gesteld met hoogere planten? Daär is de proef veel moeilijker te nemen, omdat men ook daar alle mikroorganismen moet buitensluiten, ten einde te voorkomen, dat zij stofwisselingsproducten in de kulturen brengen, waarop

men niet gerekend had. Het is wel in te zien, dat een steriele kultuur van een hoogere plant niet zoo heel eenvoudig is te maken.

Maar LAURENT heeft ten slotte toch kunnen aantoonen, dat groene planten in staat zijn met hun wortels suikers op te nemen, waarbij zij die suikers als voedsel kunnen gebruiken. Ten tweede heeft LEFÈVRE groene planten door hun wortels amiden laten opnemen en aangetoond, dat zij deze verwerkten, mits er licht was en mits de planten reeds een zekere ontwikkeling hadden verkregen.

Het is te begrijpen, dat dergelijke proeven het humusvraagstuk weer op het tapijt brengen. Is het werkelijk juist, dat hoogere planten in het geheel geen organische stoffen uit den bodem opnemen? Werkt de humus dus alleen, doordat hij de physische struktuur van den grond verandert? Of zou toch de aanwezigheid van organische stoffen in den bodem een gunstigen invloed op de ontwikkeling van vele planten hebben? Wij hebben vroeger reeds gezien, dat zeer geringe hoeveelheden organische stoffen stimuleerend op de ontwikkeling van verschillende gewassen werken; nog steeds lijkt het onwaarschijnlijk, dat men meer dan dit kan zeggen.

Is er dus geen scherpe grens te trekken tusschen autotrophe en heterotrophe planten, hetzelfde kan gezegd worden van het onderscheid tusschen saprophyten en parasieten. Men kent aan de beide uiteinden van de reeks dezer organismen *obligate parasieten* en *obligate saprophyten*, maar daartusschen vindt men een onmerkbare rij van overgangen, die men in het algemeen met de namen *facultatieve saprophyten* en *facultatieve parasieten* aanduidt.

Onder de hoogere planten worden enkele saprophyten aangetroffen, die door hun bleekgeel uiterlijk zeer de aandacht trekken. Bij ons vindt men in loofbosschen op tal van plaatsen *Monotropa Hypopitys,* het stofzaad; verder zeer zeldzaam in de duinen een saprophytische *Orchidee*, *Coralliorhiza innata*, en op verschillende plekken in de duinen en in Zuid-Limburg een andere *Orchidee*, *Neottia Nidus avis* (zie fig. 153); er zijn trouwens nog meer saprophytische *Orchideae* bekend. Het is opvallend, dat bij al die saprophyten endotrophe mykorhiza is aangetroffen. Men vraagt zich af, of het wellicht deze schimmels zijn, die het

organische voedsel opnemen en of de hoogere plant dan weer zou leven ten koste van die schimmels. Dan raakt men vanzelf tot de tweede vraag, of wellicht alle planten met endotrophe mykorhiza in staat zouden zijn, saprophytisch te leven; inderdaad is dan echter de schimmel de saprophyt, terwijl de levenswijze van de hoogere plant parasitisch zou zijn.

De groote massa der saprophyten treft men onder de lagere planten aan. Het zijn vooral twee groepen van planten, die de groote opruimers in de natuur bevatten, de schimmels en de bacteriën. Daar men deze gemakkelijk in reinkultuur kan kweeken, is men in staat geweest hun voeding nauwkeurig te bestudeeren. Men kan dit dan zoo doen, dat men voedingsoplossingen bereidt, waar de noodige anorganische voedingsstoffen in zitten (0,1 % K_2HPO_4 en 0,05 % $MgSO_4$), verder een bepaalde stikstofbron en een wisselende koolstofbron. Of wel, men houdt de koolstofbron constant en laat de stikstofbron varieeren, waarbij verder nog alle mogelijke combinaties denkbaar zijn. Ten slotte bepaalt men den oogst, natuurlijk het drooggewicht; daarbij is er op te letten, dat men na moet gaan, wanneer de maximumopbrengst wordt verkregen, waartoe dus van tijd tot tijd bepalingen moeten geschieden. Dat de verschillende kultuurkolven onder gelijke voorwaarden van temperatuur, enz. moeten worden gehouden, spreekt wel haast van zelf.

Bij die proeven is nu gebleken, dat niet alle schimmels zich op dezelfde wijze gedragen, maar dat er zijn, die men *omnivoor* zou kunnen noemen, in zooverre allerlei C-voedsel door hen gebruikt kan worden, zij het ook dat sommige verbindingen in de eerste plaats als voedsel in aanmerking komen. Het eerst zijn dan wel te noemen de koolhydraten en daaronder vooral de suikers, vooraan de d-glucose. Verder komen in aanmerking: eiwitstoffen, peptonen, vetzuren, alcoholen, enz.

Tegenover die omnivore schimmels staan nu zulke, die alleen met bepaalde koolstofverbindingen gevoed kunnen worden, *specialisten* zou men ze kunnen heeten. Als voorbeeld noem ik *Mycoderma aceti*, die aethylalcohol of azijnzuur als voedsel moet hebben, *Bacillus perlibratus*, die wel azijnzuur en appelzuur, maar geen wijnsteenzuur als voedsel kan gebruiken en ten slotte het klassieke voorbeeld, het eerst door PASTEUR bekend geworden, van de meest gewone schimmel, die er is, de penseelschimmel

(*Penicillium glaucum*), die wel rechtsdraaiend wijnsteenzuur, maar geen linksdraaiend zuur kan assimileeren, zoodat men met behulp van deze schimmel het druivenzuur in zijn componenten kan uiteen halen; *Penicillium glaucum* is dus in staat stereo-isomeren van elkaar te onderscheiden.

Wat de N-voeding betreft, kan men met BEYERINCK onderscheid maken tusschen: 1. Nitraatorganismen, die nitraten beter dan andere N-verbindingen opnemen. Hiertoe behooren alle hoogere planten en onder de lagere b.v. *Mucor racemosus*, *Aspergillus glaucus* en *Bacillus fluorescens*. 2. Ammoniak-organismen, die met NH_4-verbindingen beter gevoed worden dan met nitraten; hiertoe behooren b.v. onder de schimmels de gewone gist (*Saccharomyces cerivisiae*) en *Aspergillus niger*, onder de bacteriën *Bacillus subtilis*, de hooibacil. 3. Amido-organismen, die beter gevoed worden met zulke stoffen als asparagine dan met NH_4-verbindingen; hiertoe behoort b.v. de schimmel *Rhizopus Oryzae* en de bacterie *Bacillus typhi*. 4. Pepton-organismen, die met asparagine nauwelijks gevoed kunnen worden, wel met peptonen, niet met eiwitstoffen; daartoe behooren o.a. miltvuurbacillen (*Bacillus Anthracis*) en melkzuurbacteriën. 5. Eiwit-organismen, die alleen met eiwitstoffen gevoed kunnen worden; voorbeelden zijn *Bacillus Diphteriae* en *Micrococcus Gonorrhoeae*. Wij komen hier eigenlijk reeds bij de parasieten, waarover zoo dadelijk meer gezegd zal worden.

Het is wel gewenscht hier nog op te merken, dat een aantal van die schimmels en bacteriën de voedingsstoffen dikwijls pas krijgen, nadat zij het hun aangeboden voedsel veranderingen hebben doen ondergaan met behulp van enzymen, die zij afscheiden. Om een enkel voorbeeld te geven, vindt men veel schimmels en bacteriën, die men met zetmeel als C-bron kan voeden, maar die dan eerst een diastatisch enzym afscheiden, waardoor het zetmeel in suiker wordt omgezet. Hetzelfde ziet men geschieden, waar eiwitstoffen ontleed worden opgenomen, en men zou nu wellicht denken, dat dit verschijnsel beperkt bleef tot die gevallen, waar onoplosbare verbindingen als voedsel werden aangeboden. Dat dit echter niet juist is, kan blijken uit de vele schimmels en bacteriën, die saccharose niet als zoodanig opnemen, maar dit eerst doen, nadat zij er door afgescheiden invertase invertsuiker van gemaakt hebben; hetzelfde geldt voor de maltose en de daaruit ontstane *d*-glucose.

Het is bij zulke mikro-organismen beter dan bij hoogere planten mogelijk, om den invloed van de voeding op de afscheiding van enzymen te onderzoeken, en hier is men dan ook tot het resultaat gekomen, dat die voeding daarop van grooten invloed is, maar dat men zeker niet algemeen zeggen mag, zooals somtijds wel geschiedt, dat een enzym alleen dan zou worden afgescheiden, wanneer de stof in de voedingsoplossing aanwezig is, waarop het zijn werking kan uitoefenen.

Zoo straks werd er op gewezen, dat er onder de eiwitorganismen parasieten voorkomen, die men ook wel saprophytisch kan kweeken en die men dus tot de facultatieve saprophyten moet rekenen. Ook in de natuur is dit saprophytisme te vinden; als voorbeeld wijs ik op de groep van parasitische schimmels, die men *brandzwammen* of *Ustilagineae* noemt.

Bij onze grassen — en ook wel bij andere planten — vindt men dikwijls een ziekte, die bestempeld wordt met den naam brand. Zoo kan men bij de haver, in plaats van normale aartjes met rijpe zaden, zwarte korrels aantreffen, die bij aanraking een zwart poeder blijken te bevatten; dit zijn de sporen van *Ustilago Avenae*, die verder als parasiet met de plant is meegegroeid. Die sporen kan men gemakkelijk in een voedingsoplossing laten kiemen en daar jaren lang in kultuur houden, waarna men met die kulturen weer haverplanten infecteeren kan. De saprophytische ontwikkeling maken de *Ustilago*-soorten ook in het veld door, wanneer er voldoende mest in den bodem aanwezig is; deze parasieten kunnen dus facultatief saprophytisch leven.

Daartegenover staan nu de de obligate parasieten, die men nooit saprophytisch kan voeden, zelfs niet met behulp van kunstmatige voedingsoplossingen. Daartoe behoort een groote groep van schimmels, de *roestzwammen* of *Uredineae* (zie fig. 232 en 233). Men treft ze o.a. ook op onze granen aan, waar een bepaalde ontwikkelingstoestand sporen voortbrengt, die bruinrood van kleur zijn, zoodat de bladen er uitzien, alsof zij bedekt zijn met kleine roestvlekjes. Het is hier niet de plaats, om op de ontwikkeling van deze schimmels in te gaan; er kan volstaan worden met de mededeeling, dat zij tot nu toe nog nooit gekweekt konden worden buiten de voedsterplant.

In deze gevallen leven de schimmeldraden binnen de levende

plant, groeien daarmee verder, zenden nu en dan kleine takjes in de cellen, die men met den naam van *haustoriën* bestempelt, en onttrekken aan die levende cellen blijkbaar het noodige voedsel. Dat is wel het echte leven van een parasiet; daarvoor doet het er eigenlijk niet toe, of het mycelium binnen de voedsterplant tot ontwikkeling komt, dan wel er buitenop leeft. Immers iets dergelijks ziet men bij de *meeldauwschimmels* of *Erisypheae*, die iedereen wel kent van de roos; daar leeft het mycelium op de oppervlakte van het aangetaste plantendeel, dus epiphytisch, maar het zendt haustoriën in de opperhuidscellen en het onttrekt zoodoende toch voedsel aan de plant.

Nu zijn er echter andere parasieten, die niet in staat zijn de levende cel binnen te dringen, maar die deze eerst dooden door een afgescheiden enzym en die dan de doode cel als voedsel bezigen; als voorbeeld noem ik *Sclerotinia Sclerotiorum,* een schimmel, die o.a. dikwijls jonge kiemplantjes van *Dicotylen* aantast. Wel beschouwd is deze schimmel dus eigenlijk niet als een zuivere parasiet op te vatten; men zou veeleer van een saprophytische levenswijze kunnen spreken, zij het ook, dat de schimmel zijn voedsel eerst zelf bereidt door levende plantencellen te dooden.

Men doet nog een stap verder naar het saprophytisme, wanneer men zich wendt tot de *wondparasieten,* dat zijn zulke organismen, die een intacte plant of dier niet kunnen aantasten, maar die binnendringen in wonden; zij leven daar ten koste van de doode cellen bij de wond en scheiden nu verder enzymen af, met behulp waarvan zij de levende cellen kunnen aantasten en dooden; daarna kunnen zij verder groeien en zoo ten slotte toch groote verwoestingen aanrichten. Als voorbeeld noem ik *Colletotrichum falcatum,* de oorzaak van het rood snot van het suikerriet.

Er bestaat nog een groep van eigenaardige parasieten, die hier een korte bespreking verdienen; ik bedoel de zoogenaamde *hemiparasieten.* Dat zijn vormen, die bladgroen bevatten en die dus autotrooph kunnen leven, maar die hun anorganisch voedsel, in de eerste plaats het water, aan de voedsterplant onttrekken.

Onder de lagere planten zijn er slechts enkele voorbeelden van bekend. In het bizonder is het daar een bepaalde groep van wieren, de *Chroolepideae,* waartoe enkele van die hemipara-

sieten behooren, vooral soorten van het geslacht *Cephaleuros,* waarvan er b.v. één op Liberiakoffie in Nederlandsch-Indië is aangetroffen.

Veel meer echter komen die hemiparasieten voor onder de hoogere planten; enkele bekende voorbeelden kunnen daarvan kort beproken worden. Vooreerst wijs ik op de groote plantenfamilie der *Loranthaceae,* die een aantal vertegenwoordigers in



Fig. 164. Viscum album, groeiende op een lijsterbes.

de tropen heeft, maar waarvan er toch een enkele ook bij ons is gevonden, in het Z. van Limburg en in het Z.O. van Groningen; ik bedoel *Viscum album,* de vogellijm of maretakken.

Viscum groeit op de takken van allerlei boomen, b.v. populieren, vruchtboomen, enz. (zie fig. 164). In den winter vallen de planten sterk in het oog, omdat zij zich dan voordoen als groene plekken in de overigens kale boomen, maar met eenige moeite zijn zij

toch ook 's zomers wel te vinden. Bij onderzoek blijkt, dat zij met een *boorwortel* in de voedsterplant vastzitten en dat van hieruit horizontale *bastwortels* in den stam loopen, en wel, zooals de naam al aanduidt, in den bast. Van deze bastwortels uit gaan zoogenaamde *duikers,* die in het houtlichaam dringen en die



Fig. 165. Rhinanthus major, parasiteerend op de wortels van een gras.

merkwaardig genoeg op de plaats van het cambium van de voedsterplant uit meristematisch weefsel bestaan, zoodat zij met den diktegroei meegroeien. Deze duikers dringen dus door tot in het xyleem en er vindt een verbinding plaats van de xyleem-elementen van de parasiet met de overeenkomstige deelen van de



Fig. 166. Bremraap, Orobanche Hederae, een parasiet op klimop.

voedsterplant, terwijl daarentegen de phloëemelementen niet met elkaar samenhangen. Dit, gevoegd bij de groene kleur van de *Viscum,* wijst er op, dat deze aan de populieren en andere boomen alleen water en anorganische voedingsstoffen onttrekt.

Een tweede groep van hemiparasieten vormt de onderfamilie der *Rhinantheae* onder de *Scrophulariaceae.* Dit zijn zoogenaamde *wortelparasieten;* zij leven op de wortels van andere planten en ook zij onttrekken daaraan alleen anorganische voedingsstoffen, terwijl hun xyleem in verbinding staat met het hout van de voedsterplant en de wederzijdsche basten niet samenhangen.

Sommige van deze *Rhinanthaceae* zijn zeer sterk gespecialiseerd; daarentegen kunnen de meeste op tal van verschillende planten parasiteeren, zoo zelfs, dat zij op andere individuën van dezelfde soort kunnen leven. Men kan ze dan ook dikwijls kweeken door ze eenvoudig dicht uit te zaaien; dan worden langzamerhand een zeker aantal van de kiemplantjes door de andere uitgezogen en zoo blijven er ten slotte enkele krachtige planten over.

In ons land vindt men veel vertegenwoordigers van de geslachten *Rhinanthus* (ratelaar), *Melampyrum* (zwartkoren of hengel), *Pedicularis* (kartelblad) en *Euphrasia* (oogentroost). Zij zijn alle gekenmerkt door een eigenaardige vuilgroene kleur, alsof de aard van het chlorophyl toch

niet volkomen gelijk is aan dien van geheel autotrophe gewassen; in fig. 165 wordt een afbeelding gegeven van een *Rhinanthus*.

Men denke nu echter niet, dat er onder de hoogere planten geen echte parasieten voorkomen; wij zullen er hier enkele even bespreken. Vooreerst een paar, die in ons land worden gevonden



Fig. 167. Cuscuta europaea, parasiteerend op Aster.

worden en wel de bremraap of *Orobanche* en het warkruid of duivelsnaaigaren (*Cuscuta*).

De bremraap is een wortelparasiet, waarvan de soorten op verschillende voedsterplanten kunnen parasiteeren, o.a. op klaver, waar de parasiet dikwijls aanzienlijke verwoestingen aanricht;

in verschillende deelen van ons land spreekt men dan van „wolf" in de klaver. Wij zullen de zeer gecompliceerde ontwikkeling van de bremraap niet bespreken, alleen vermelden, dat echte wortels hier ontbreken en dat de vergroeiing met de voedsterplant plaats heeft zoowel met het xyleem als ook met het phloeem. *Orobanche* is bleekgeel tot bruin van kleur. Bladen zijn nog wel aanwezig, maar toch min of meer gereduceerd; een afbeelding van een *Orobanche* geeft fig. 166.

Bij het warkruid zijn de bladen nog slechts als zeer kleine schubbetjes te vinden; overigens is dit een slingerplant, zooals ook de vertegenwoordigers van deze familie, die niet parasitisch leven, de *Convolvulaceae*. Iedereen kent zeker wel het groote warkruid, *Cuscuta europaea* (fig. 167), zooals dit op hop of brandnetel woekert, of de kleine soort *C. Epithymum*, die men op onze heide zooveel aantreft op *Calluna*. Zij omslingeren de voedsterplant en vormen hier en daar haustoriën, die binnendringen in den stengel, waarbij zich dan zoowel de beide houtlichamen tegen elkaar aanleggen, als ook de bast. De haustoriën schijnen zelfs aan hun peripherie uit te loopen in celdraden, die beginnen te herinneren aan myceliumdraden van schimmels; dit laatste verschijnsel vinden wij nu veel sterker bij sommige tropische woekerplanten.

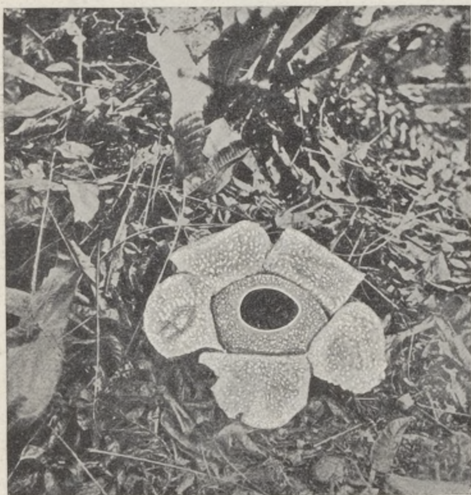


Fig. 168. Bloem van een Rafflesia Arnoldi in het oerwoud van Sumatra.

Er bestaan namelijk twee plantenfamilies van uitsluitend tropische parasieten (voor het meerendeel wortelparasieten), de *Balanophoraceae* en de *Rafflesiaceae*, die men zoowel in de oude als in de nieuwe wereld kan aantreffen en die zeer opvallend zijn door hun sterke reductie en hun eigenaardig uiterlijk.

Ik zal mij bij de bespreking daarvan beperken tot één enkel

geslacht, namelijk *Rafflesia,* waarvan één soort, de *R. Patma,* hier en daar op Java gevonden wordt, een andere soort, de *R. Arnoldi,* van de Padangsche Bovenlanden bekend is (fig. 168). De planten parasiteeren in de wortels van *Cissus*soorten, waarbinnen zij bijna als het mycelium van een schimmel leven. Alleen wanneer er voortplantingsorganen gevormd moeten worden, komt er iets van de plant buiten de *Cissus*wortels voor den dag. Men ziet dan een knop te voorschijn breken, die eenigszins gelijkt op een kool, waaraan men dus van buiten een aantal schubvormige bladen ziet zitten. Wanneer die knop een voldoende grootte bereikt heeft, opent hij zich en de open bloem zit op den *Cissus*wortel als het eenige deel van de woekerplant, dat aan het licht komt. Het is bekend, dat vooral de Sumatraansche *Rafflesia's* de grootste bloemen bezitten, die men in het plantenrijk kent; hun diameter kan tot 1 Meter bedragen.

§ 24. Insectenetende planten.

Even goed als men bij dieren onderscheid maakt tusschen *carnivoren* en *herbivoren,* zou men deze onderscheiding ook kunnen doorvoeren voor de heterotrophe planten. Degenen, die parasitisch van planten leven, of die zich voeden met resten van doode planten, zou men tot de eerste categorie kunnen rekenen, terwijl daartegenover dan zulke planten zouden staan, die zich met dierlijke stoffen voeden, onverschillig of deze van levende of afgestorven dieren afkomstig zijn. Zoo kan men daaronder rekenen de rottingsbacteriën, die men op rottend vleesch vindt, of de groep van de *Saprolegniaceae;* dat zijn schimmels, die op doode dieren in het water worden aangetroffen. Evenzoo zou men daaronder kunnen rangschikken de *Entomophthoreae,* schimmels, die op levende insecten parasiteeren; men kan ze in het najaar o.a. op de kamervliegen aantreffen, wanneer deze, tegen een ruit aanzittend, zijn gestorven, omgeven door een witten ring, die bestaat uit weggeslingerde sporen van de schimmel.

Het is niet mijn bedoeling, deze vormen hier in bizonderheden te bespreken, maar wel in deze § te handelen over een zeer eigenaardige groep van autotrophe, dus groene, planten, die daarnevens het vermogen bezitten, zich te voeden met dierlijk voedsel, meer in het bizonder met insecten. In het

algemeen zijn zij in staat de eiwitstoffen van die insecten op te lossen met behulp van een proteolytisch enzym, dat zij afscheiden en dat de splitsing niet verder doet gaan dan tot peptonen, m.a.w. hier hebben wij de eenige in het plantenrijk voorkomende gevallen, dat een pepsine alleen wordt afgescheiden. Men weet, dat zulk een pepsine in zuur milieu moet werken en er is dan ook afscheiding van zuren geconstateerd; men weet niet zeker, welke zuren dit zijn, denkt echter aan mierenzuur.

De best bekende *insectivore planten* zijn de soorten van het geslacht *Drosera*. Daarvan is er één bij ons op vochtige heidevelden zeer algemeen, namelijk *Drosera rotundifolia*, de andere twee zijn zeldzamer; in het Nederlandsch worden zij met den naam zonnedauw bestempeld. Behalve in Nederland vindt men ook nog in andere landen en werelddeelen soorten van ditzelfde geslacht; daaronder zijn er, die geregeld in onze kassen gekweekt worden, zooals *Drosera capensis* en *D. spathulata*, de eerste uit Z.-Afrika, de tweede uit Australië, zoodat men ook in den winter over onderzoekingsmateriaal kan beschikken.

Zooals fig. 169 voor *D. capensis* doet zien, bezitten de soorten van dit geslacht een wortelrozet van bladen; hun wortelstelsel is daarentegen zeer slecht ontwikkeld. De bladen zijn bezet met roode tentakels, die langs den rand langer zijn dan in het midden. In elke tentakel loopt een vaatbundel, terwijl de top aangezwollen is en gewoonlijk aan de oppervlakte bezet is met een druppel van een kleverig vocht, waaraan de plant haar inlandschen naam dankt.

Zet een insect zich op een blad neer, dan zal het aan die vloeistof blijven kleven en bij zijn pogingen, om los te raken, zal het voortdurend met andere tentakels in aanraking komen, die zich nu ten gevolge van de aanraking langzaam gaan krommen; deze kromming is gericht naar het centrum van het blad toe, zoodat het dier ten slotte geheel gevangen is. Ik veronderstel daarbij, dat men met een klein insect te doen heeft, daar alleen deze zich niet zelf zullen kunnen bevrijden. Het gevangen insect wordt nu verteerd door de pepsine; de gevormde peptonen worden opgenomen en het chitineskelet blijft over, terwijl de tentakels weer in hun ruststand terugkeeren.

Men kan deze voeding ook kunstmatig uitvoeren door in de plaats van insecten kleine stukjes eiwit of vleesch te geven.

Men is dan beter in staat te bestudeeren, welke veranderingen er in de cellen plaats hebben; hetgeen men dan ziet, werd reeds behandeld bij de morphologie in § 5, waar het verschijnsel der aggregatie besproken werd. Welke beteekenis dit heeft voor de voeding, weet men echter nog in het geheel niet; men kan alleen vaststellen, dat er een samenhang bestaat, maar men is onbekend



Fig. 169. Drosera capensis.

met het verband tusschen aggegratie en afscheiding van enzym, of opname van peptonen.

Uit proeven, vooral door Ch. Darwin uitgevoerd, is gebleken, dat zonnedauw bij voeding met dierlijk voedsel zich krachtiger ontwikkelt en ook meer en krachtiger zaden voortbrengt dan zonder die voeding. Toch kan de plant het wel zonder dit dierlijke voedsel stellen; zij is dus ook in staat, de N-verbindingen te assimileeren, die zij uit den bodem opneemt, ofschoon die opname in verband met het slecht ontwikkelde wortelstelsel vermoedelijk niet groot zal zijn.

Tot de familie van de *Droseraceae* behooren nog andere

geslachten van insectivoren, zoo *Drosophyllum*, waarvan de eenige soort *D. lusitanicum* in Portugal groeit en met haar rolronde bladen vol tentakels sterk aan onze zonnedauw doet denken. Zoo ook de *Aldrovanda vesiculosa*, die in Midden- en Z.-Europa in het water wordt aangetroffen, zoo ten slotte de *Dionaea muscipula*, het vliegevangertje uit de Z.-Oostelijke Vereenigde Staten, dat daar op soortgelijke plaatsen voorkomt als onze *Drosera's*.

Dionaea heeft een wortelrozet van bladen en elk blad bezit een bladschijf, die uit twee helften bestaat, die draaibaar zijn om de middelnerf heen. Op elke bladhelft zitten drie borstels en wanneer nu een insect zulk een borstel aanraakt, slaat het blad om de middelnerf heen dicht; de wimpers, die aan den rand zitten, grijpen in elkaar en het insect is gevangen. Ook hier zijn er klieren op het blad, die rood gekleurd zijn en die een pepsine afscheiden, zoodat overigens de wijze van reactie vergelijkbaar is, met hetgeen bij *Drosera* wordt waargenomen.

Op een geheel andere wijze doen zich de planten voor, die men samen wel met den naam *bekerplanten* bestempelt. Zij vormen twee verschillende families; de eene bestaat alleen uit het geslacht *Nepenthes* en draagt daarnaar den naam van *Nepenthaceae*. Dit plantengeslacht komt bijna uitsluitend voor in Insulinde; het centrum van verspreiding is Borneo en naarmate men zich vandaar verwijdert, neemt het aantal soorten af; zoo is er op Ceylon nog één enkele soort aangetroffen en zoo ook op de eilanden van den Stillen Oceaan. Toch worden er op Nieuw-Guinea nog telkens nieuwe soorten ontdekt.

Vroeger, bij de beschrijving van de gemetamorphoseerde bladen, werd dit geslacht reeds besproken en afgebeeld (fig. 89). Het bleek, dat men behalve met de grondbekers te maken had met urnen, die aan een klimmenden stengel worden aangetroffen. De planten groeien in het algemeen in vochtige bosschen; zij lokken insecten aan door hun roodgevlekte kleur en door de afscheiding van een zoet vocht bij de inhechtingsplaats van deksel en beker.

Wanneer nu een insect op zulk een beker afkomt en zich laat verleiden naar binnen te gaan (wij nemen weer aan, dat het een klein insect is), dan zal het daar een binnenvlakte vinden, die zeer glad is door de aanwezigheid van een wasovertreksel. Ten gevolge daarvan zal het dier naar beneden glijden; doet het nog een

poging, om weer naar boven te klimmen, dan stuit het bij den bladrand tegen een aantal stijve naar binnen uitstekende wimpers, die het naar boven klimmen bemoeilijken. Het gevolg is, dat het dier naar beneden glijdt en ten slotte in het onderste deel van den beker in het daar aanwezige vocht terecht komt en verdrinkt.

Hier vindt men nu in den bekerwand een groot aantal klieren, die blijkbaar het zure, pepsinehoudende vocht afscheiden, dat men onder in de bekers aantreft. In elk geval treedt ook hier peptoniseering van de eiwitstoffen op en de peptonen worden door de plant opgenomen, terwijl de resten van de chitine-skeletten bij groote hoeveelheden in de urnen achterblijven. Proeven ter vergelijking van kultuur met en zonder eiwitvoeding zijn bij deze planten nog niet genomen; men bedenke, dat het niet zoo heel eenvoudig is, alle insecten van de planten af te houden.

De andere familie van bekerplanten omvat het geslacht *Sarracenia*, waarvan de verschillende soorten in het Z.O. van de Vereenigde Staten leven op overeenkomstige plaatsen als onze *Drosera's*, en de geslachten *Darlingtonia* en *Heliamphora*, ieder met één enkele soort, de eene in Californië, de andere in het Zuiden van Britsch-Guyana, in het Roraimagebergte.

Bij *Sarracenia* — en ook bij de andere geslachten — treft men een wortelrozet van bekervormige bladen aan, die door hun kleur vermoedelijk bij insecten in het oog vallen (zie fig. 170); Veel bizonders omtrent de wijze van voeding is hier niet bekend.

Eindelijk is er nog een groep van planten, die in het systeem ver van al deze reeds genoemde afstaan en waartoe eveneens insectivoren behooren. Ik bedoel de familie der *Lentibulariaceae*, waartoe de tropische *Genlisea's* en de Australische *Byblissoorten* gerekend worden, maar waartoe in ons land de geslachten *Pinguicula* en *Utricularia* behooren.

Pinguicula vulgaris, het vetkruid, is een plantje, dat men op vochtige moerassige heivelden in het Oosten van ons land aantreft, ongeveer van af de Geldersche vallei. Het bezit een wortelrozet van vleezige kleverige bladen, waar kleine insectjes aan blijven vastzitten, die daarna blijkbaar verteerd worden; op de oppervlakte van het blad worden weer klieren gevonden. Andere *Pinguicula's* bezitten in het algemeen denzelfden habitus, maar vallen somtijds meer in het oog door hun groote paarse bloemen.

Veel meer afwijkend van gewone planten zijn de soorten van het andere geslacht der *Lentibulariaceae,* waarvan vertegenwoordigers in Nederland voorkomen, *Utricularia,* of het blaasjeskruid. *Utricularia vulgaris* en *U. minor* worden nog al eens in onze slooten aangetroffen, waar men ze echter gemakkelijk over het hoofd ziet, omdat zij geheel ondergedoken leven; alleen wanneer zij bloeien, komen de bloemen boven water en deze vallen door hun gele kleur en betrekkelijke grootte sterk in het oog.

Het ondergedoken deel bestaat uit stengeltjes zonder wortels, waaraan men gemetamorphoseerde bladen vindt. De bladslippen

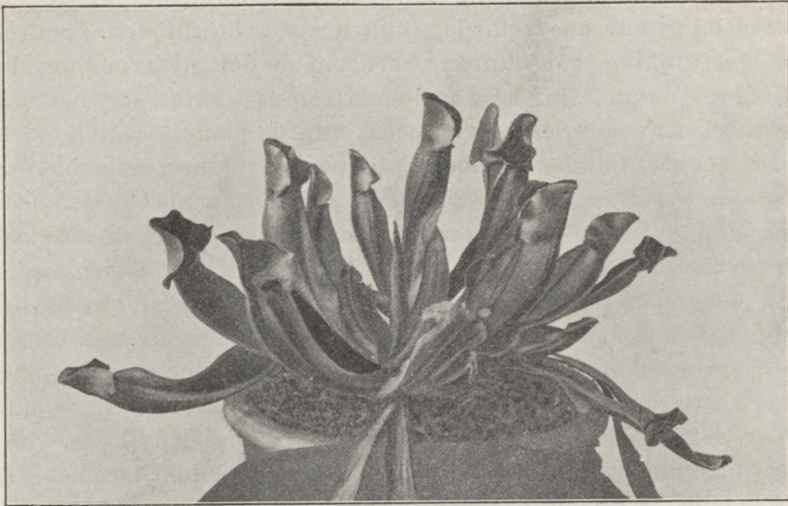


Fig. 170. Sarracenia flava.

zijn hier namelijk veranderd in blaasjes. Zulk een blaasje is voorzien van een volkomen doorschijnend dekseltje, dat draaien kan om een soort van scharnier en dat daarbij wel naar binnen open kan gaan, maar niet naar buiten kan kleppen, omdat het hierin verhinderd wordt door een vooruitspringende plooi van het weefsel (zie fig. 171). Rondom de opening van het blaasje zitten eenige haren, die naar buiten afstaan, zoodat kleine waterdieren, die toevallig daarbinnen raken, ongemerkt naar het dekseltje gevoerd worden. Dit is zoo doorschijnend, dat zij het niet zullen waarnemen en er tegen aan zwemmen; het opent zich dan, het waterdier komt in het blaasje terecht, het

dekseltje valt terug en het dier is gevangen. Dan vindt ook hier afscheiding van pepsine plaats en men ziet later vele blaasjes gevuld met een aantal onverteerde overblijfselen van dieren. Het is tot nu toe niet mogelijk geweest, proeven te nemen omtrent het nut, dat deze wijze van voeding voor de *Utricularia's* zou hebben.

Men kent een groot aantal soorten van dit geslacht, ook in de tropen; daaronder zijn er met zeer eigenaardige groeiplaatsen; zoo is er een, die in de bladrozetten van epiphytische *Bromeliaceae* leeft. Maar de meest merkwaardige zijn toch zeker de landvormen,

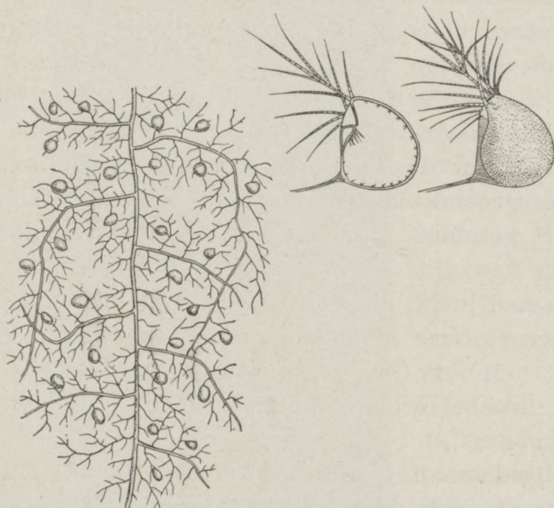


Fig. 171. Utricularia minor met blaasjes. Rechts een blaasje vergroot en een ander in doorsnede, volgens KERNER VON MARILAUN.

die men o.a. in de bergen van Venezuela en Columbia kan aantreffen. Deze bezitten bovenaardsch gewone groene bladen, maar onder den grond rhizomen zonder wortels, met blaasjes, die natuurlijk geheel vrij zijn van chlorophyl. Verschillende van deze vormen, zooals *U. montana* en *reniformis*, worden in onze kassen om hun fraaie bloemen wel gekweekt.

Ten slotte moet nog even vermeld worden een plant uit West-Australië, *Cephalotus follicularis,* door sommigen tot de *Saxifragaceae* gerekend, terwijl anderen er een vertegenwoordiger van een eigen groep van maken. Ook deze plant heeft bekers, maar omtrent het vangen van dieren weet men niets.

§ 25. De zuurstofademhaling.

Nadat Lavoisier bij dieren het wezen der ademhaling had ontdekt, duurde het niet lang, of men vond, dat de planten, ten minste onder bepaalde omstandigheden, eveneens zuurstof opnemen en koolzuur aan de lucht afgeven. Het waren vooral de Saussure en Dutrochet, die ons in het begin van de vorige eeuw met dit verschijnsel bekend maakten. Maar het onderzoek bij de plant is veel moeilijker dan bij de dieren, omdat er nevens dit ademhalingsproces nog een ander verloopt, dat wij reeds leerden kennen, namelijk de photosynthetische assimilatie van het CO_2, ten gevolge waarvan het proces vertroebeld wordt. Wij zullen in een van de volgende §§ die beide processen in hun onderling verband beschouwen en zullen ons nu slechts bezig houden met de eigenlijke zuurstofademhaling. Van alle proeven met groene planten wordt dus verondersteld, dat zij in het donker geschied zijn, zoodat de CO_2-assimilatie buitengesloten is.

Wanneer men lucht, die van CO_2 bevrijd is door ze door KOH te leiden, voert over kiemende erwten, kan men gemakkelijk laten zien, dat er CO_2 is afgescheiden, daar kalkwater of barytwater troebel wordt, wanneer men deze lucht hierdoor laat strijken.

Dat er bij ademhaling zuurstof verdwijnt, laat zich op eenvoudige wijze aantoonen, door kiemende erwten te brengen in een gesloten glazen cilinder. Wanneer men dan na eenigen tijd een brandend kaarsje in dien cilinder houdt, zal men waarnemen, dat het kaarsje uitgedoofd wordt, dat dus de zuurstof in die ruimte opgebruikt is.

Een andere proef kan genomen worden op de wijze, in fig. 172 afgebeeld. Men gebruikt een zoogenaamde absorptiebuis, die gecalibreerd is, sluit deze aan het boveneinde en zet de buis in een vat met water, nadat men er een zekere hoeveelheid kiemende erwten in heeft gedaan. Wanneer men dan even de kraan boven opent en hier een klein weinig water opzuigt, kan men het volume binnen in de buis nauwkeurig regelen. Rekening houdende met temperatuur en druk, kan men dus berekenen, hoeveel lucht er in die buis aanwezig is. Nu stelt men de erwten een tijd lang in de gelegenheid te ademen; bepaalt men het volume dan weer,

dan zal blijken, dat het onveranderd is gebleven, of m.a.w. er moet een even groote hoeveelheid CO_2 in volume zijn gevormd, als er O_2 verdwenen is. Maar dit kan ook nog meer direct worden onderzocht, wanneer men namelijk in de buis KOH heeft gebracht. Nu zal het volume wel afnemen, en men kan waarnemen hoeveel (zie fig. 172 links); daarna onderzoekt men met behulp van pyrogallol en KOH, hoeveel zuurstof er nog over is. Men weet, hoeveel lucht er oorspronkelijk was, dus ook hoeveel zuurstof, en kan dus uitrekenen, hoeveel er verdwenen is. Het blijkt dan, dat de verhouding van de volumina afgegeven CO_2: opgenomen O_2 gelijk is aan 1 of ten minste ongeveer de eenheid is. Daar nu verschillende gassen onder dezelfde omstandigheden evenveel moleculen bevatten, kan men het ook zoo uitdrukken, dat men zegt, dat in dit geval bij de ademhaling op elk molecuul zuurstof, dat opgenomen werd, 1 molecuul koolzuur wordt afgegeven. Of nog anders gezegd, de opgenomen O_2 vindt men geheel terug in de afgegeven CO_2.

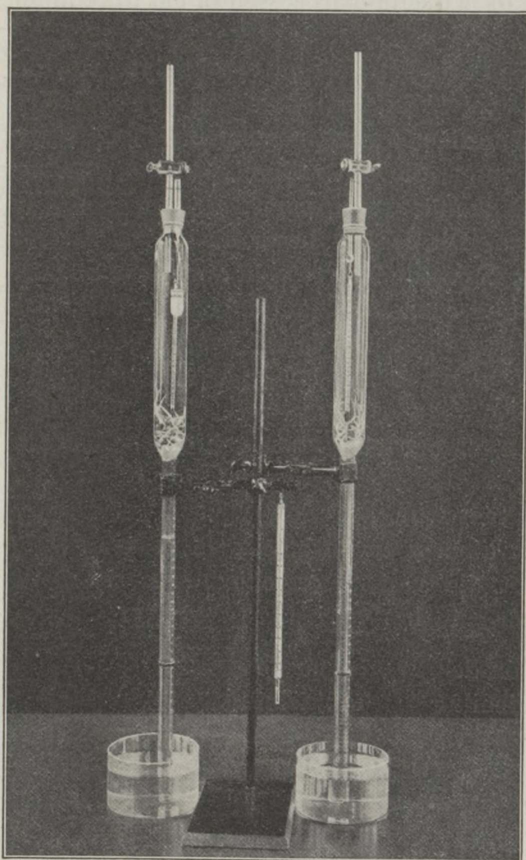


Fig. 172. Twee absorptiebuizen met kiemende erwten in het verwijde gedeelte, van boven gesloten en van onderen in een bak met water geplaatst, in de linker buis hangt een bakje met KOH. Het water stond 24 uur vroeger in beide buizen even hoog, op de plaats aangegeven door de caoutchouc-ringen. In de rechter buis is de stand onveranderd gebleven, in de linker is het water sterk gestegen.

Het is wel duidelijk, dat hier een verbrandingsproces moet hebben plaats gehad, maar het is ook te begrijpen, dat er geen C als zoodanig verbrand kan zijn. Wij zullen dus moeten onderzoeken, wat er tijdens die gaswisselingsprocessen in het inwendige van de plant gebeurd is.

Om daar achter te komen is het noodig, een analyse van de plant te maken bij het begin en bij het einde van de proef. Het spreekt wel van zelf, dat dit zóó niet mogelijk is, en dat men dus moet zoeken naar planten, die een zóó gelijke samenstelling bezitten, dat men gemakkelijk twee monsters van dezelfde constitutie kan verkrijgen. Dit is het beste uit te voeren met zaden. Daarvan wordt een bepaalde hoeveelheid korrels te kiemen gelegd en te gelijker tijd eenzelfde aantal geanalyseerd. De andere hoeveelheid, die men natuurlijk in het donker heeft laten kiemen en wel zoo, dat alleen water kon worden opgenomen, wordt nu na een zekeren tijd geanalyseerd. Men kan dan tevens de opgenomen en afgegeven gassen aan een onderzoek onderwerpen.

Ik laat hier het resultaat van een dergelijke proef volgen. Men liet 46 tarwekorrels kiemen en vergeleek de samenstelling van de kiemplantjes met die van 46 ongekiemde korrels; de verkregen cijfers vindt men in het volgende tabelletje:

	vóór de ontkieming	na de ontkieming	verschil
drooggewicht . .	1,665 gr.	0,713 gr.	0,952 gr.
C	0,758 „	0,293 „	0,465 „
H	0,095 „	0,043 „	0,052 „
O	0,718 „	0,282 „	0,436 „
N	0,057 „	0,057 „	0,000 „
asch	0,038 „	0,038 „	0,000 „

Zooals men ziet, verandert de hoeveelheid van de anorganische stoffen niet en evenmin de hoeveelheid N, die in de plantjes aanwezig is. Daarentegen neemt men waar, dat de hoeveelheid C sterk verminderd is; deze koolstof vindt men in zijn geheel terug in het afgegeven koolzuur. Maar er zijn ook waterstof en zuurstof verdwenen en wel in de verhouding 0,052 : 0,436 of 1 : 8,3, dus in dezelfde verhouding, waarin zij in water voorkomen. Wanneer men nu bedenkt, dat er blijkens directe proeven bij

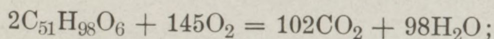
deze ademhaling geen waterstof vrijkomt, moet men dus wel de gevolgtrekking maken, dat er bij de ademhaling ook water ontstaat.

Er moeten dus bij de ademhaling van dergelijke zetmeelhoudende zaden organische stoffen verbrand zijn, die C, H en O bevatten en wel zoodanig, dat de C in haar geheel vrij komt in den vorm van CO_2, terwijl alle opgenomen O_2 verbruikt is voor de vorming van dit koolzuur. Daaruit volgt, dat de H en de O in de organische stof in zoodanige hoeveelheid moeten voorkomen, dat er tweemaal meer atomen H dan O in zitten. Bedenkt men nu, welke stoffen er in het algemeen in planten voorkomen, dan is het wel duidelijk, dat men hier te doen heeft met de verbranding van koolhydraten.

Dat de hier gegeven voorstelling juist is, kan blijken, wanneer men hiermee eens vergelijkt de ademhaling van zaden, die geen koolhydraten als N-vrij reservevoedsel bevatten, maar in plaats daarvan vette olie. Ik laat ten bewijze enkele cijfers volgen, die verkregen zijn bij de studie van de ademhaling van dergelijke oliehoudende zaden, die men te kiemen had gelegd:

	opgenomen O_2	afgegeven CO_2	verhouding
hennepzaad . .	19,7 ccM.	13,26 ccM.	0,67
raapzaad . . .	31,4 „	24,39 „	0,78

Of m.a.w. de verhouding $\frac{CO_2}{O_2}$ is kleiner dan 1, om en nabij 0,7. Nu moet men bij verbranding van vetten inderdaad iets dergelijks vinden; nemen wij maar eens palmitine en schrijven wij de formule op, die de verbranding weergeeft:



$$2C_{51}H_{98}O_6 + 145O_2 = 102CO_2 + 98H_2O;$$

de verhouding van 145 : 102 is nu gelijk aan 1 : 0,7.

Omgekeerd is het quotient by het ontstaan van de oliehoudende zaden grooter dan 1.

In zeer grove trekken kan men dus zeggen, dat de gewone zuurstofademhaling te beschouwen is als een inwendige verbranding, waarbij koolhydraten of vetten verbrand worden tot koolzuur en water. Het koolzuur wordt naar buiten afgegeven, het water kan natuurlijk verdampen, maar kan ook als imbibitiewater worden teruggevonden. Wat er precies in de cel geschiedt, zal in een volgende § nader onderzocht worden; het zal wel blijken, dat men er nog maar zeer weinig van weet.

Een nauwkeuriger onderzoek leert, dat het quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ eigenlijk nooit precies gelijk aan 1, maar meestal iets kleiner is. Men schrijft dit toe aan oxydaties, die niet tot de vorming van CO_2 voeren, maar die minder ver gaan. Vooral organische zuren zouden op deze wijze ontstaan, zoo b.v. bij vet planten: appelzuur bij *Cacteae,* isoappelzuur bij *Crassulaceae,* oxaalzuur bij *Mesembryanthemum.* Bij schimmels heeft men dit proces meer in bizonderheden kunnen onderzoeken; daar is het meestal de vorming van oxaalzuur, o.a. bij *Penicillium* en *Aspergillus,* een enkele maal van citroenzuur, zooals bij de schimmel, die daarnaar genoemd is *Citromyces.* Bij zulke schimmels is het ook gebleken, dat men door verandering van de voeding invloed kan uitoefenen op de grootte van het ademhalingsquotient.

Er is nog een ander middel, om iets omtrent de ademhaling der schimmels te weten te komen. Men kan toch uitrekenen, hoeveel droge stof een schimmel theoretisch uit een zekere hoeveelheid voedsel zou kunnen maken. Zoo kan er uit 1 gr. rietsuiker 2 gr. organische stof van de schimmel gevormd worden. Wanneer men nu echter de proef neemt, een bepaalde hoeveelheid voedsel geeft en dan nagaat, hoeveel schimmelmassa er gevormd is, dan vindt men altijd minder; voor rietsuiker zal men b.v. vinden 0,5 of 0,4 in plaats van 2. Dit is een gevolg daarvan, dat een gedeelte van de stof verademd wordt, dus bij de ademhaling verbrandt. Nu heeft PFEFFER de verhouding tusschen de verbruikte hoeveelheid voedingsstof en de gevormde schimmelmassa den *economischen coëfficient* genoemd. In plaats van 0,5, zooals men die bij suiker zou verwachten, vindt men hoogere cijfers, die steeds grooter zijn dan 1, b.v. 1,13 of 3,88 of zelfs 6,1. Vergiften, die den groei bevorderen, zooals $ZnSO_4$, kunnen den economischen coëfficient kleiner maken; zoo vermindert dit getal bij toevoeging van kleine giften $ZnSO_4$ (0,003 — 0,3 %), van 6 tot 4 of zelfs tot 2,8.

Men kan zich verder afvragen, wat de invloed van uitwendige omstandigheden op de ademhaling is. Daarbij kan dan in de eerste plaats nagegaan worden, welk gevolg een veranderde spanning van de zuurstof heeft. Het blijkt, dat bij vermindering van die spanning, de ademhaling afneemt; daarvoor is het onver-

schillig, of de drukking van de geheele lucht, dan wel alleen de spanning van de O_2 afneemt. Bij grooteren druk dan normaal neemt de ademhaling nauwelijks toe en wordt die vermeerdering eenigszins aanzienlijk, dan werkt zij zelfs schadelijk; ten slotte kan de dood er het gevolg van zijn.

Vergiften hebben op de ademhaling een veel minder sterke werking dan op de koolzuurassimilatie. In het bizonder is dit onderzocht voor chloroform en aether; vroeger hebben wij reeds vermeld, dat men van deze eigenschap gebruik maakt, om de koolzuurassimilatie tot stilstand te brengen en de ademhaling te laten doorgaan, terwijl men het licht toch niet afsluit. Natuurlijk is het de vraag, of de ademhaling daarbij in het geheel niet gehinderd wordt en men zal dus geen zekerheid hebben, dat men inderdaad op deze wijze het volle cijfer voor de ademhaling te weten komt.

Op plekken, waar een wond gemaakt is, neemt de ademhaling toe; wij zullen hieronder zien, dat er bij de ademhaling warmteontwikkeling plaats heeft en wij kunnen dus ook vermoeden, dat bij verwonding stijging van die warmteontwikkeling waarneembaar zal zijn. Inderdaad heeft men bij planten dan ook gesproken van *wondkoorts*.

Nauwkeuriger dan voor eenig ander levensproces is de invloed van de temperatuur op de ademhaling onderzocht. Daarvoor is gebruik gemaakt van een toestel, als in fig. 173 is weergegeven. Men ziet daar aan het rechtsche uiteinde een aspirator *a*, die in staat is met een constante bekende snelheid een stroom lucht door het toestel te voeren. De aan de andere zijde binnentredende lucht wordt eerst gezuiverd, niet alleen van het CO_2 (in *o* en *n*), maar ook van laboratoriumsgassen, die event. schadelijk zouden kunnen inwerken op de kiemplantjes, welke voor de proef gebruikt worden. Daarom dus gaat de lucht door een oplossing van $KMnO_4$ (in *m*), door een andere van $AgNO_3$, die in de figuur niet te zien is, omdat er een zwart papier om heen gedaan is (*l*), ten einde ontleding door het licht te voorkomen, terwijl een buisje met barytwater (*i*), door helder te blijven, moet toonen, dat inderdaad geen CO_2 meer in de lucht aanwezig is. Vervolgens gaat de lucht door een buis, die spiraalvormig gebogen is in een waterbad (*g*), dat op constante temperatuur gehouden wordt (men ziet de roerinrichting en den thermoregulator); zoodoende komt de lucht op dezelfde temperatuur in het vat, waarin de

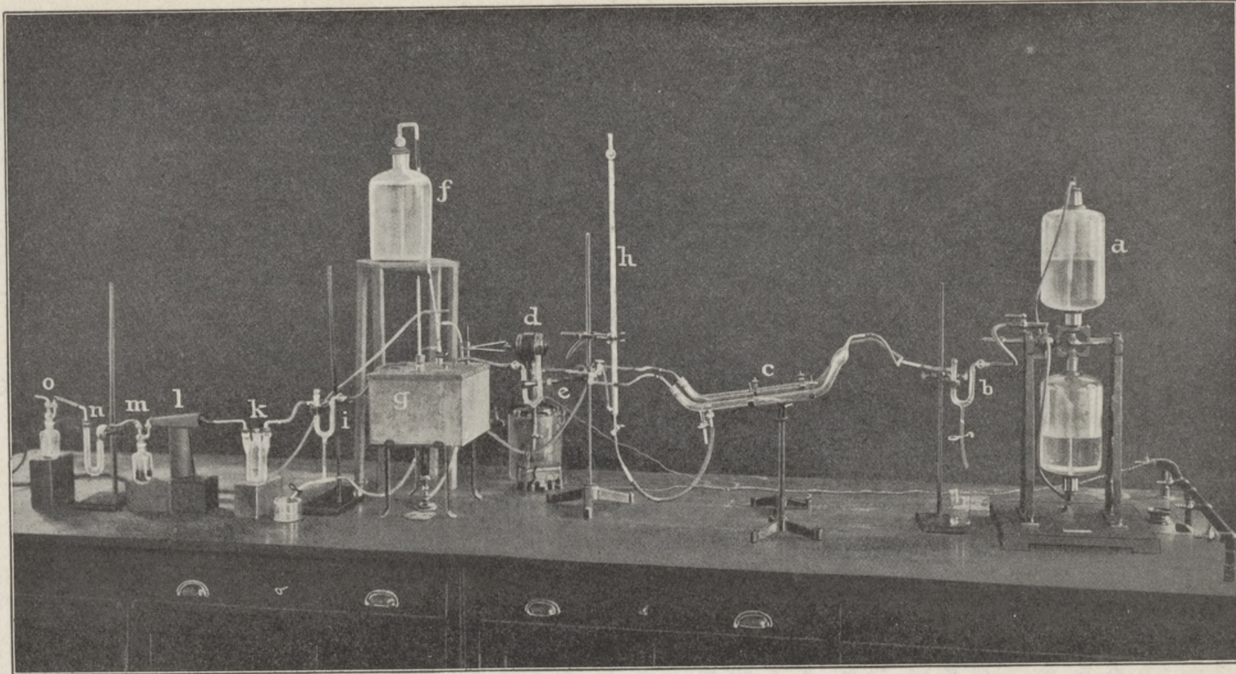


Fig. 173. Toestel ter bepaling van de grootte van de ademhaling; *a.* aspirator, waarmee een luchtstroom door het toestel gezogen kan worden, *b* buisje met BaOH ter controle, of alle CO_2 in de buizen van Pettenkofer *c* is opgenomen. In deze buizen bevindt zich een baryt-oplossing, die uit de flesch *f* afkomstig is en die door middel van de buret *h* in bepaalde hoeveelheid in *c* gebracht kan worden. Na afloop van de proef kan men de $Ba(OH)_2$ door het buisje aan den onderkant aftappen; *e* buisje met H_2SO_4 ter opname van het door de planten afgegeven water; *g.* zinken bak met water gevuld, dat door een gasvlam verwarmd wordt; een termoregulator en een roerinrichting — met electromotor *d* verbonden — zorgen voor een constante temperatuur. In dit water bevindt zich het vat met de kiemende zaden; de intredende lucht gaat eerst door een spiraalvormig gewonden buis, zoodat de temperatuur gelijk wordt aan die van het omringende water, voordat zij bij de zaden komt. Vóór het binnentreden passeert de lucht een aantal waschfleschjes, waarvan het laatste *i* ter controle dient, om te zien of alle CO_2 er uit verdwenen is, de overige *k*, *l*, *m*, *n*, *o* met KOH, $AgNO_3$ (*l*) en $KMnO_4$, dienst doen om het CO_2 en de event. aanwezige schadelijke laboratoriumgassen te verwijderen.
Er zijn twee buizen van Pettenkofer *c* ingeschakeld, die beurtelings gebruikt kunnen worden.

kiemplantjes gelegd zijn. Is de lucht daarover heen gestreken, dan wordt zij geleid door een langgerekte buis (*c*), die met een bepaalde hoeveelheid van een barytoplossing gevuld is, waarvan men den titer nauwkeurig kent. Na de barytbuis is er nog een controlebuisje (*b*) aangebracht, dat niet troebel mag worden, wanneer inderdaad al het CO_2 is opgenomen. Er is een stel barytbuizen aangebracht, zoodat men dadelijk een nieuwe buis kan aanzetten, wanneer de eene nader onderzocht wordt. Dit onderzoek geschiedt op zulk een wijze, dat men de vloeistof met het neergeslagen $BaCO_3$ laat staan en na bezinking de bovenstaande heldere vloeistof afpipetteert en titreert. Het verschil met de oorspronkelijke titratie is dan een maat voor de hoeveelheid afgescheiden CO_2.

Met behulp van dit toestel werden nu in opvolgende uren de hoeveelheden CO_2 bepaald, afgegeven door telkens 100 kiemplantjes van gewone erwten *(Pisum sativum)*, waarbij resultaten werden verkregen, die samengesteld zijn in de onderstaande tabel:

temp.	1ste uur	2de uur	3de uur	4de uur	5de uur	6de uur	gemidd. p. uur
0° C.	4,0	4,0	3,6	4,0	3,8	—	3,9 mgr.
5° „	6,7	6,0	5,6	5,7	5,8	—	6,1 „
10° „	12,0	11,2	11,1	11,4	11,4	11,3	11,4 „
15° „	19,0	19,4	19,4	20,0	18,6	20,2	19,4 „
20° „	28,8	30,3	30,3	30,6	30,4	—	30,0 „
25° „	43,3	42,4	42,2	41,7	40,7	40,9	42,0 „
30° „	51,7	50,9	52,2	53,6	53,6	53,5	52,6 „
35° „	68,7	62,8	60,1	61,7	60,9	60,9	
40° „	73,3	55,2	49,0	45,3	43,0	41,2	
45° „	73,5	48,4	41,9	35,9	31,9	28,6	
50° „	74,0	38,8	17,8	12,0	8,0	5,9	
55° „	35,7	12,8	9,7	5,4			

Men ziet uit de tabel, dat, tot en met 30° de hoeveelheden CO_2, in opvolgende uren uitgeademd, ongeveer gelijk zijn; daar is dan ook een gemiddelde berekend. Daarvoor kan men dus quotienten opgeven voor 10° temperatuursverschil. Men vindt dan voor Q 10/0 2,9, voor Q 15/5 3,1, Q 20/10 2,6, voor Q 25/15 2,2 en eindelijk voor Q 30/20 1,8. Of m.a.w. bij lage temperaturen een ongeveer constant blijven van dit quotient, maar toch ten slotte een daling, naarmate men bij hoogere temperaturen komt.

De schadelijke invloed van hooge temperaturen komt nog duidelijker uit, wanneer men de opvolgende cijfers beziet, die verkregen werden bij temperaturen, die hooger gelegen zijn. Men neemt een voortdurend steileren val waar, zoodat ten slotte bij 55° de dood zeer snel intreedt en er geen bepalingen meer te verrichten zijn.

Onderzoekt men, waar het optimum ligt, dan blijkt, dat dit na

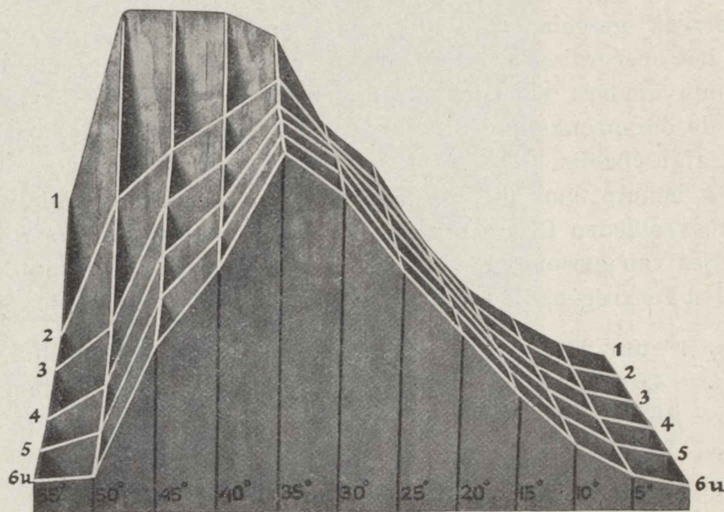


Fig. 174. Model, voorstellende den invloed van de temperatuur op de ademhaling. Op de abscissenas evenwijdig aan den beschouwer zijn afgezet de temperaturen, loodrecht daarop de uren van waarneming; de ordinaten geven de hoeveelheid uitgeademd CO_2 per uur aan. De toppen van die ordinaten zijn door lichte lijnen verbonden. Duidelijk blijkt, dat de optimumkromme niet hetzelfde beeld geeft, wanneer na 1 of na meer uren van inwerking van een temperatuur wordt waargenomen. Het optimum verplaatst zich met den tijd naar de lagere temperaturen. De tijdkrommen blijken bij lagere temperaturen (tot ongeveer 25 of 30°) horizontaal te verloopen, bij hoogere temperaturen daarentegen een dalend verloop te hebben, dat des te grooter is, naarmate de temperatuur hooger ligt.

1 uur waarneming bij ongeveer 45° gevonden wordt, na twee uur waarneming bij 35° C., dus juist zooals het vroeger vermeld werd. Men kan uit de bovenstaande cijfers ook reeds de gevolgtrekking afleiden, dat men bij nog korteren waarnemingsduur het optimum zelfs hooger dan 45° zou hebben gevonden. Dit is inderdaad geconstateerd.

De cijfers, in de bovengenoemde tabel aangegeven, zijn grafisch voorgesteld in fig. 174. Op de aan den beschouwer evenwijdige horizontale as zijn afgezet de temperaturen en als ordinaten zijn gebezigd de cijfers voor de grootte van de ademhaling bij die temperaturen. Tot en met 30° kon daarvoor een enkel cijfer gebezigd worden, daarna werd het cijfer gebruikt, dat aangeeft de ademhaling na 1 uur waarneming. Maar nu zijn nog ingeteekend de cijfers voor de opvolgende uren van waarneming. Daarvoor is een derde as gedacht, die loodrecht op de twee vorige staat en die naar den beschouwer toegekeerd is Men ziet hier in dit model duidelijk, dat het optimum daalt met den langen duur van de waarneming, verder dat de lijnen voor de opvolgende uren bij eenzelfde temperatuur ongeveer evenwijdig aan de horizontale as blijven loopen tot ± 30° C., dat zij daarna dalen en wel des te sterker, naarmate de temperatuur hooger is.

De proeven werden nog op andere wijze genomen, namelijk zoodanig, dat men kiemende zaden bracht in een ruimte van hooge temperatuur en daarna in een ruimte van 25° C. Dan werd in deze laatste de ademhaling bepaald, die nu onder den invloed van de voorafgegane hooge temperatuur lager was dan normaal, maar die zich langzamerhand herstelde en wel des te langzamer, naarmate de voorafgegane temperatuur hooger was geweest en naarmate die langer had ingewerkt.

Men kan zich verder afvragen, wat er eigenlijk in de plantencel gebeurt, wanneer een plant ademt. Daarvan is nog uiterst weinig bekend, maar toch wordt er in den laatsten tijd eenig nieuw inzicht verkregen door het opkomen van het denkbeeld, dat hierbij enzymen een rol spelen, maar dan enzymen, die zeer moeilijk uit de cel te krijgen zijn, m.a.w. zulke, die men met den naam *endo-enzymen* bestempelt. Dat hier enzymen een rol spelen, heeft men kunnen aantoonen, door b.v. kiemende tarwekorrels te laten bevriezen bij een zoo lage temperatuur, dat zij gedood werden, en door ze daarna fijn te wrijven en bij een temperatuur van 25° in water te onderzoeken; het blijkt dan, dat daarbij afscheiding van CO_2 kan worden waargenomen. Ook door te dooden met aceton kan men somtijds het ademhalingsproces nog aan den gang houden.

Die enzymen dragen in het algemeem den naam van *oxydasen*

en zij zijn dikwijls aanleiding tot het optreden van een donkere verkleuring van cellen of plantensappen, die aan de lucht worden bloot gesteld; iedereen kent het verschijnsel bij doorgesneden appels. Dit treedt niet op, wanneer men de doorsnijding doet plaats hebben bij afsluiting van de lucht, of wanneer men eerst door verwarming de oxydasen vernietigd heeft. Maar men kan ook bietensap of een ander plantensap bezigen. Niet altijd treedt een bruinkleuring op, er kan ook een anders gekleurd lichaam ontstaan, b.v. de *indigo* bij de *Indigofera tinctoria* of bij sommige paddestoelen. Sommige onderzoekers vermoeden, dat bij de ademhaling *chromogenen*, dus stoffen, die bij oxydatie een gekleurd lichaam worden, een rol spelen; deze zouden onder normale omstandigheden dan weer dadelijk teruggevoerd worden tot chromogeen en zoodoende zou het verschijnsel niet gemakkelijk te zien zijn.

Hoe dit ook zijn moge, in elk geval is geconstateerd, dat de oxydase opgevat moet worden als een samenwerking van een peroxyde met een *peroxydase*. De peroxydase heeft de eigenschap dat zij peroxyden ontleden kan in het oxyde en zuurstof. Heeft men een dergelijk enzym, dat alleen waterstofperoxyde, H_2O_2, kan ontleden, maar geen organische peroxyden, dan spreekt men van *katalase*. Men onderzoekt al deze lichamen o.a. met guajactinctuur, die zich met zuurstof in statu nascendi blauw kleurt. Men zal dit dus zien geschieden, wanneer men een peroxyde en peroxydase toevoegt, niet, wanneer een van deze twee alleen wordt gebezigd; maar hetzelfde wordt ook waargenomen, wanneer er oxydase alleen bij komt.

Sommige van deze oxydeerende enzymen, die in bepaalde planten voorkomen of die op bepaalde lichamen oxydeerend inwerken, hebben nog bizondere namen gekregen. Zoo heet het enzym van den Japanschen lakboom *laccase*, terwijl een ander oxydeerend enzym, dat tyrosine tot homogentisinezuur oxydeert, *tyrosinase* genoemd wordt.

Ten slotte kan men zich afvragen, hoe de zuurstof gewoonlijk in het plantenlichaam binnendringt. Men zal in het algemeen wel vermoeden, dat allerlei deelen toegankelijk zijn voor de zuurstof. Toch zal deze bij deelen aan de lucht wel meestal door de stomata naar binnen dringen, of bij deelen, die door een kurkhuid zijn afgesloten, door de lenticellen.

Bij wortels zal de zuurstof meestal door de opperhuid heengaan; dit is zeker, dat ook de wortels lucht moeten kunnen verkrijgen, willen zij in leven blijven. Vandaar dat het aanaarden van groote boomen somtijds een zoo verderfelijk gevolg heeft, wanneer men er ten minste niet voor zorgt, dat er bij die aanaarding een ruimte rondom den stam vrij gehouden wordt, die de toetreding van zuurstof tot de wortels mogelijk maakt.

Bij ondergedoken waterplanten moet de lucht in opgelosten vorm naar binnen gaan; zijn er deelen buiten water, dan kan de lucht door de stomata binnendringen, waarbij dan dikwijls groote intercellulaire kanalen worden aangetroffen, die een gemakkelijke verplaatsing van die lucht mogelijk maken.

In water bevindt zich in het algemeen voldoende zuurstof, mits het niet geheel en al stilstaand is, zooals in moerassen. Dit is zeker wel een van de redenen, die het bestaan van vele planten in die moerassen onmogelijk maakt; afgezien van de reactie van het milieu, speelt zeker zuurstofgebrek hierbij een rol.

Nu bestaan er bij sommige gewassen inrichtingen, die ten gevolge hebben, dat zij ook in de dikste modder, waar geen zuurstof in door kan dringen, toch met hun wortels kunnen leven; ik bedoel de vroeger reeds besproken ademwortels. Men zal zich herinneren, dat deze worden aangetroffen bij de *Virginiaansche moerascypres* en bij de *mangroveplanten;* voor verdere bizonderheden zij verwezen naar § 19 van de *Morphologie* en naar de daar voorkomende fig. 62 en 63.

§ 26. Energie-omzettingen tijdens de ademhaling.

Wanneer men in het laboratorium suikers of vette olie verbrandt, komt er warmte vrij; dat is een verschijnsel, dat iedereen bekend is; men heeft daar dus te doen met *exotherme* processen. Volkomen hetzelfde zal nu bij de ademhaling het geval zijn; ook daar zijn het exotherme processen, of drukt men het algemeener uit, dan kan men zeggen, dat bij de ademhaling het chemisch arbeidsvermogen van het zetmeel of de vette olie omgezet wordt in andere vormen van arbeidsvermogen: potentieele energie gaat hierbij dus over in kinetische energie.

Wil men de totale hoeveelheid energie kennen, die bij de ademhaling vrij komt, dan kan men de verbrandingswarmte

bepalen van een ademende plant vóór en na de ademhaling. Daar men hierbij natuurlijk niet één en dezelfde plant kan bezigen, zal men een zeker aantal zaden moeten nemen, hiervan de verbrandingswarmte bepalen, dan een ander gelijk aantal een tijd lang laten ademhalen en nu daarvan eveneens de verbrandingswarmte bepalen.

Een gedeelte van die energie komt vrij in den vorm van warmte en men kan trachten, deze warmte te meten. Dat is niet zoo heel eenvoudig, vooral omdat het hier gaat om kleine hoeveelheden. Toch zijn daaromtrent waarnemingen gedaan en wel op de volgende wijze. Men liet een luchtstroom met constante snelheid strijken over de planten, die men liet ademen. Deze kiemplantjes werden op een constante temperatuur gehouden en vervolgens werd de temperatuur van de uittredende lucht gemeten en vergeleken met die van de binnentredende. Er kwamen op deze wijze slechts kleine verschillen voor den dag, maar de bepaling daarvan gelukte toch langs thermo-electrischen weg. Een omrekening gaf dan aan, hoeveel calorieën er in een bepaalden tijd vrij kwamen en het werd nu mogelijk die hoeveelheid te vergelijken met de totale hoeveelheid kinetisch arbeidsvermogen, die bij de ademhaling in vrijheid gekomen was. Het volgende tabelletje geeft dit aan voor een proef, die genomen werd met 50 tarwekorrels. De cijfers geven het energieverlies per K.G. aanvangsgewicht berekend uit:

	de warmte-afgifte	de verbrandingswarmte
op den 2den dag		83 calorieën
„ „ 3den „	710 calorieën	1417 „
„ „ 4den „	2134 „	2250 „
„ „ 5den „	2790 „	3833 „
„ „ 6den „		4000 „
„ „ 7den „	2869 „	7500 „

Uit een vergelijking van de twee laatste kolommen blijkt, dat niet alle vrij gekomen energie in den vorm van warmte wordt afgegeven; dat was wel reeds te verwachten, maar het vereischte toch een bevestiging; een groot deel van de vrij gekomen energie wordt dus omgezet in andere energievormen.

Bij een plant, die niet kunstmatig op een constante temperatuur wordt gehouden, zal een deel van de vrij gekomen warmte naar

buiten worden afgegeven, maar een ander deel zal gebezigd worden om de lichaamstemperatuur van de plant te doen rijzen. Welk deel dit is, zal van tal van omstandigheden afhangen.

In dit verband kan hier opgemerkt worden, dat de lichaamstemperatuur van een plant niet constant is, maar dat deze afhankelijk is van verschillende factoren. Vooreerst natuurlijk van de temperatuur van de omgeving en vooral van de sterkte van de bestraling; daarnevens zal dan de ademhaling de temperatuur doen stijgen en daartegenover de verdamping de temperatuur doen dalen. Van zeer groot belang is natuurlijk de snelheid, waarmede de warmte aan de omgeving wordt afgegeven.

Wanneer men de proeven kunstmatig zoo inricht, dat de warmte moeilijk kan ontwijken, kan men de temperatuurstijging gemakkelijk met een thermometer waarnemen; daarvoor kan men b.v. gebruik maken van flesschen van Dewar, waarin men kiemende erwten heeft gedaan en die men dan vergelijkt met andere, die droge erwten bevatten, waar de ademhaling praktisch zoo goed als nul is, zooals hieronder nog blijken zal. Bij zulk een proef kan de flesch met kiemende erwten een temperatuur bereiken, die eenige graden hooger is dan die in de andere flesch.

Nog sterker, men kan, gebruik makende van een hooikist, die men vult met bladen van den een of anderen boom, die goed levend zijn, deze er toe brengen zooveel warmte te ontwikkelen, dat de temperatuur stijgt tot boven de temperatuurgrens van het leven, zoodat de bladen zichzelf dooden.

Bij plantendeelen met een zeer energieke ademhaling is ook de warmte-ontwikkeling aanzienlijk. Dat is het beste bekend bij bloemen en bloeiwijzen van *Araceae*. Zoo werden de volgende cijfers geconstateerd bij de gewone aronskelk *(Arum maculatum)*; (onder eigenwarmte wordt daar verstaan het aantal graden, dat het orgaan hooger in temperatuur is dan de omgeving):

	uitgeademd koolzuur in 24 uur	eigenwarmte
bloeischeede	4,0 ccm.	0,22° C.
bloeikolf	38,0 „	4,60° C.
meeldraden	135,0 „	7,60° C.

Bij een tropische *Aracee*, *Colocasia odora*, is in de bloeischeede zelfs een temperatuur gevonden, die 20—25° C. hooger was

dan die van de omgeving. Wanneer zulke tropische *Araceae* in onze kassen bloeien, kan men de warmteontwikkeling trouwens gemakkelijk met de hand waarnemen.

Uit het voorgaande zal men wel reeds verwachten, dat de invloed, dien de temperatuur heeft op de ademhaling, zich ook kenbaar zal maken in de warmte-ontwikkeling. Dat dit inderdaad het geval is, kan blijken uit het onderstaande tabelletje, waarin aangegeven wordt het totaal aantal calorieën, door tarwekorrels gemiddeld afgestaan op den 4den tot den 7den dag der kieming, berekend per K.G. aanvangsgewicht:

bij 20° C.	2601 calorieën
„ 25° C.	3428 „
„ 30° C.	6034 „
„ 35° C.	7450 „
„ 40° C.	6268 „

Zooals men ziet, treedt ook hier een optimumkromme op.

Hoe ten slotte chemische energie van de koolhydraten enz. omgezet wordt in de mechanische, die het leven verder mogelijk maakt, is nog volstrekt niet in bizonderheden bekend. Alleen kan men wel dit zeggen, dat met een krachtige ademhaling ook een krachtig leven gepaard gaat.

Dat blijkt b.v. uit de volgende cijfers. Daarin is opgegeven de hoeveelheid afgegeven koolzuur in veelvouden van het eigen volume, voor verschillende voorwerpen in denzelfden tijd nagegaan:

hout van den eik	0,01
aardappel	0,40
blad van den haagbeuk	5,50
bloem van de O.-I. kers	8,50

Wil men nog een andere reeks van cijfers, die op hetzelfde wijzen, dan kan men deze verzamelen voor hetzelfde voorwerp, maar in verschillende toestanden van ontwikkeling. Zoo werd gevonden voor de ademhaling van de volgende planten:

	vóór den bloei	tijdens den bloei	na den bloei
Passiflora	6	12	7
Cucurbita	7,4	12	10

Het bovenstaande maakt het natuurlijk, dat de ademhaling afhankelijk zal zijn van het watergehalte van het protoplasma;

naarmate de hoeveelheid imbibitiewater kleiner is, zal de ademhaling geringer worden gevonden. Zoo zal men heele kleine getallen vinden voor droge korstmossen, sporen en zaden.

Bij zaden werden proeven genomen, waarbij de laatste hoeveelheden imbibitiewater werden onttrokken, door ze in een exsiccator langzaam geheel te drogen; men kon nu ook absoluut geen ademhaling meer constateeren. Theoretisch gesproken, moet van dergelijke zaden gezegd worden, dat zij eindeloos bewaard zullen moeten kunnen worden, zonder dat zij veranderingen ondergaan, dat zij dus onsterfelijk zijn, wanneer men den toestand van uitdroging leven wil noemen. Het behoeft wel niet gezegd, dat eenigszins langdurige proeven met zaden in dien vorm niet genomen zijn. In de natuur zullen zaden altijd min of meer waterhoudend zijn en daar is hun levensduur steeds beperkt. Op de vraag, hoe lang men in de natuur zaden in leven kan houden, is nog geen antwoord gegeven; in enkele gevallen schijnt men te kunnen gaan tot 50 jaren, in andere telt de levensduur bij maanden; dat in oud-Egyptische graven nog kiembare zaden gevonden zouden zijn, is een fabeltje.

Laat men bij hoogere planten de ademhaling ophouden, terwijl zij nog waterhoudend zijn, dan komen allerlei levensprocessen tot stilstand, om weer te beginnen, zoodra men zuurstof toelaat. Ik zie daarbij voorloopig af van de zoogenaamde intramoleculaire ademhaling, die in de volgende § nader zal worden besproken.

Neemt men b.v. kiemende erwten en verdeelt men die in twee helften, waarvan de eene in een gesloten flesch wordt gebracht, de andere in een open glas, dan zal men spoedig waarnemen, dat de kieming in het gesloten vat tot staan komt, niet verder gaat, terwijl die in het open glas een normaal verloop heeft. In het eerste geval is de aanwezige zuurstof al spoedig opgebruikt, zoodat de plantjes zich in de onmogelijkheid bevinden, met de zuurstofademhaling door te gaan; in het tweede geval bestaat die verhindering natuurlijk niet.

Hetzelfde kan men ook doen met schimmelkulturen, waarbij men dan vergelijkingen kan maken tusschen zulke, die met en zulke, die zonder lucht moeten plaats hebben; ook daar neemt men waar, dat zonder vrije zuurstof geen ontwikkeling mogelijk is.

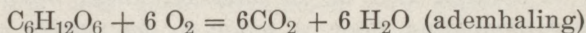
Men kan natuurlijk ook andere levensverschijnselen onderzoeken, wat betreft het gedrag in een ruimte, die geen vrije

zuurstof bevat; zoo de protoplasmabeweging, de verdere bewegingen van planten, enz., en men zal dan in het algemeen waarnemen, dat de verschillende levensprocessen na korter of iets langer tijd tot stilstand komen, wanneer toevoer van vrije zuurstof is buitengesloten.

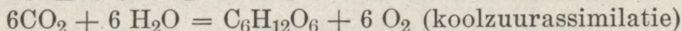
Bij de ademhaling wordt dus energie omgezet, maar een gedeelte van het arbeidsvermogen wordt daarna naar buiten afgegeven; er vindt dus steeds energieverlies plaats. Het is wel duidelijk, dat geen enkele plant dit zal kunnen uithouden, wanneer niet steeds energietoevoer plaats heeft om het verlies aan te vullen. Die toevoer van energie nu geschiedt bij de voeding; daarbij worden door de heterotrophe planten stoffen opgenomen, die een zeker arbeidsvermogen vertegenwoordigen. Bij de autotrophe planten is het voor een groot deel anders; immers daar wordt de energie van de zon omgezet in het scheikundig arbeidsvermogen van het zetmeel en de verdere organische stoffen. In het algemeen kan opgemerkt worden, dat elk voedingsproces op twee wijzen opgevat kan worden, hetzij mechanisch of energetisch; maar de daarbij gebruikte wijze van uitdrukking heeft ten slotte betrekking op dezelfde verschijnselen.

Wanneer wij vroeger de voedingsprocessen samengevat hebben onder het begrip assimilatie, kan men nu de ademhaling in den ruimsten zin vereenigen onder den term *dissimilatie*. Er worden hierbij meer samengestelde verbindingen afgebroken tot eenvoudigere en in laatste instantie vormen zich dan CO_2 en H_2O.

Het is wellicht goed nog eens op te merken, dat de gewone zuurstofademhaling, waarbij suikers verbranden tot koolzuur en water, een proces is, dat juist tegenovergesteld is aan de koolzuurassimilatie; de twee processen in formule onder elkaar geschreven, zijn:



$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 = 6CO_2 + 6\ H_2O \text{ (ademhaling)}$$



$$6CO_2 + 6\ H_2O = C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \text{ (koolzuurassimilatie)}$$

Wil men nu weten, hoe die twee processen tegenover elkaar staan, dan is het van belang op te merken, dat elke plant tijdens haar ontwikkeling in gewicht toeneemt, dat dus de assimileerende processen het winnen moeten van de dissimileerende. Dat neemt niet weg, dat er sommige deelen zullen zijn, die steeds een sterkere ademhaling zullen vertoonen, zooals o.a. in de eerste

plaats de deelen zonder chlorophyl, dus die, welke onder den grond zitten. Daarnevens zal men hetzelfde wel moeten aannemen voor de kleurlooze deelen der groene cellen en eindelijk zullen deze laatste gedurende den nacht natuurlijk alleen ademhaling en in het geheel geen koolzuurassimilatie vertoonen.

De hoeveelheid chlorophyl, die in een plant voorkomt, behoeft trouwens niet zoo heel groot te zijn, om de assimilatie nog te laten overwegen; zoo is het gesteld met de bleekgele schubben van *Neottia Nidus avis* (zie fig. 153), waarin toch nog sporen van chlorophyl worden aangetroffen.

Plaatst men een plant in een afgesloten luchtvolume en zet men in die ruimte tevens een bakje met een oplossing van KOH, dan is het zeer curieus te zien, hoe het gewicht van die plant achteruit gaat. Dit is zeer begrijpelijk, omdat het afgegeven koolzuur dadelijk wordt geabsorbeerd en dus niet weer op nieuw een rol kan spelen in de stofwisseling.

Wil men een zeer algemeene definitie van ademhaling, dan kan men daaronder verstaan alle dissimilatieprocessen of, anders gezegd, alle processen in de levende cel, waarbij potentieele in kinetische energie wordt omgezet. Dan gaat het hier dus volstrekt niet alleen om de verbranding van koolhydraten en vetten, maar dan geldt de term ademhaling ook voor de verbranding van ammoniak tot salpeterigzuur en van dit tot salpeterzuur, of ook van aethylalcohol tot azijnzuur. Verschillende van die processen zullen wij in de volgende § bespreken en dan daarenboven ook eens zien, of het begrip zuurstofademhaling niet wellicht nog een nadere ontleding in factoren toelaat.

§ 27. Intramoleculaire ademhaling, gisting en anaerobiose.

Een aantal jaren geleden ontdekte Pflüger, dat kikvorschen na onttrekking van vrije zuurstof nog blijven doorgaan met het afgeven van CO_2; hij noemde het verschijnsel *intramoleculaire ademhaling* en hoewel dit woord heel leelijk is en niet precies weergeeft, hetgeen men bedoelt, is het in gebruik gebleven en wij zullen het dus ook blijven bezigen.

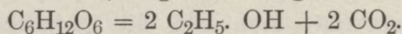
Hoogere planten gedragen zich namelijk juist zooals de kikvorschen van Pflüger; men kan dit gemakkelijk aantoonen,

wanneer men kiemende erwten in een glazen vat brengt en hierover een stroom van waterstof of van stikstof voert; het blijkt dan dat, wanneer het gasmengsel daarna door kalkwater of door barytwater wordt gevoerd, dit troebel wordt door neergeslagen $CaCO_3$ of $BaCO_3$. Men kan de proef ook nog op eenigszins andere wijze nemen. Wordt namelijk een glazen buis, die aan de eene zijde toegesmolten is, met kwik gevuld en nu omgekeerd in een kwikbak gezet, dan kan men boven dit kwik kiemende erwten met een klein weinig water laten opstijgen; dit water dient, om de kieming voortgang te doen hebben. Men neemt dan waar, dat zich om die erwten een gasmassa ophoopt, die dus blijkbaar door deze zaden afgescheiden wordt, zonder dat zij in de gelegenheid waren zuurstof op te nemen. Voegt men nu een weinig kaliloog toe, dan ziet men, dat het gevormde gas geheel en al geabsorbeerd wordt, dat het dus alleen uit CO_2 bestaat.

De hoeveelheid van het gevormde CO_2 is in den aanvang, kort nadat de zuurstofonttrekking begonnen is, vrij groot. Bij de gewone tuinboon (*Vicia Faba*) bedraagt die hoeveelheid zelfs in het eerst even veel als bij de zuurstofademhaling. Maar allengs neemt de vorming van het CO_2 af, om ten slotte tot 0 te dalen, wanneer de dood intreedt.

In elk geval kan dus een hoogere plant wel een tijdlang in leven blijven bij afwezigheid van vrije zuurstof, maar op den duur is de intramoleculaire ademhaling toch niet in staat het leven voldoende te onderhouden. Allerlei levensprocessen zijn trouwens ook zeer zwak geworden; zoo is de groei òf in het geheel niet, òf nauwelijks merkbaar.

Men vraagt zich natuurlijk af, wat er in de plantencel gebeurt, wanneer een dergelijke plant intramoleculaire ademhaling vertoont. Men heeft daarvoor onderzocht, welke stoffen er nog meer binnen de plant ontstaan en een van de stoffen, die herhaaldelijk, maar volstrekt niet altijd, wordt aangetroffen, is de aethylalcohol. Vooral daar, waar de intramoleculaire ademhaling krachtig is, zooals in het binnenste van vleezige vruchten, waar de zuurstof wel nauwelijks toegang toe kan krijgen, is de hoeveelheid gevormde alcohol vrij groot. Men stelt zich voor, dat deze uit glucose zou ontstaan, ongeveer volgens de formule



$$C_6H_{12}O_6 = 2\ C_2H_5 . OH + 2\ CO_2.$$

Worden plantendeelen, die intramoleculaire ademhaling vertoonen, in een glucose-oplossing gelegd, dan kan zelfs een gedeelte van die van buiten aangeboden glucose dezelfde omzetting ondergaan. Deze wordt dus in de cellen opgenomen en daar intramoleculair verademd. Men zou ook kunnen denken aan den invloed van een enzym, maar wij zullen spoedig zien, dat een soortgelijk enzym uit gist niet in staat is uit de cel naar buiten te diffundeeren, zoodat dat proces ook hier onwaarschijnlijk is te achten.

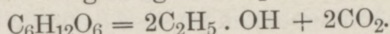
Terwijl de intramoleculaire ademhaling bij hoogere planten, zooals reeds gezegd werd, slechts kort kan duren en dan zeer spoedig de dood intreedt, vindt men het verschijnsel in zeer versterkte mate bij de gewone alcoholische gisting en het zal daarom goed zijn, hierover iets meer in bizonderheden te spreken.

De gewone broodgist (*Saccharomyces cerevisiae*) is een ééncellige schimmel, die vroeger reeds beschreven en afgebeeld werd (zie fig. 29). Brengt men een weinig van die gist in een suikerhoudende vloeistof, dan ziet men al spoedig gasontwikkeling optreden, vandaar de benaming van *gisting* voor dit verschijnsel. Door het gas op te vangen en te analyseeren, kan men gemakkelijk aantoonen, dat het koolzuur is. Verder blijkt, dat dit proces kan plaats hebben, ook al heeft men de vrije zuurstof volkomen buitengesloten, en dat de gist daarbij niet alleen in het leven blijft, maar zich krachtig vermenigvuldigt. Het verschijnsel van leven zonder vrije zuurstof wordt *anaërobiose* genoemd en het blijkt, dat de gewone gist dus in staat is *anaërobiontisch* te leven en wel, dat de plant behoort tot de *facultatieve anaërobionten*, d.w.z., dat gist ook leven kan bij aanwezigheid van vrije zuurstof. Intusschen kan de gist het alleen dan zonder vrije zuurstof stellen, wanneer er suikers, in het bizonder glucose, aanwezig zijn. Geeft men als C-voedsel alleen pepton, dan gaat de plant bij onttrekking van zuurstof te gronde; er vindt dan dus ook geen gisting plaats.

De suikers, die vergist kunnen worden, zijn bij verschillende soorten van het geslacht *Saccharomyces* niet altijd dezelfde. Steeds is het d-glucose, zeer dikwijls ook saccharose, en maltose, die dan echter eerst door een afgescheiden enzym worden omgezet; datzelfde geldt voor de gisten, die melkzuiker kunnen aantasten.

Bij de gisting ontstaat nu nevens CO_2 altijd aethylalcohol en

wel ongeveer in de theoretisch berekende hoeveelheid, wanneer men aanneemt, dat de gisting verloopt volgens de formule:



$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5 . OH + 2CO_2.$$

Pasteur, die het verschijnsel der anaërobiose hier ontdekte, verkreeg uit 100 gr. saccharose, overeenkomende met 105,3 gr. invertsuiker, 51,0 gr. alcohol en 49,1 gr. CO_2, terwijl theoretisch berekend kan worden, dat er ontstaan kan 53,8 gr. alcohol en 51,8 gr. CO_2. Bovendien ontstaan nog barnsteenzuur (0,5 op 100 suiker) en glycerine (2,5—7,75 op 100 suiker) en ten slotte zeer geringe hoeveelheden esters, die echter bij verschillend gistingen in zooverre een zeer belangrijke rol spelen, dat zij den geur en den smaak van het ontstane product beïnvloeden, dus b.v. het bouquet van den wijn teweeg brengen. De aard en de hoeveelheid van die bijproducten is bij verschillende soorten van gist verschillend en dientengevolge is dan ook het product niet van dezelfde samenstelling, wanneer men andere soorten of rassen van gist bezigt. Zoo is het vooral bij de bierbereiding, maar ook ten deele bij de wijnfabricatie. In de laatste jaren is het gelukt op het ontstaan van een van de bijproducten, de glycerine, invloed uit te oefenen en men heeft het in de oorlogsjaren in Duitschland zelfs zoover gebracht, dat glycerine op groote schaal uit suikers verkregen werd, door deze met behulp van *Saccharomyces* te vergisten.

Bij de alcoholische gisting kan tevens splitsing van eiwitstoffen plaats hebben, waarbij aminozuren optreden, en deze zijn weer aanleiding tot het ontstaan van amylalcohol; de foezel vormt zich dus niet direct bij de eigenlijke alcoholgisting.

Tegen het einde van de vorige eeuw is het aan Buchner gelukt aan te toonen, dat, wanneer men gist fijnwrijft met Diatomeënaarde en de fijne massa daarna in een hydraulische pers uitperst bij een druk van 200 atmosferen, er een perssap verkregen wordt, dat de eigenschap van de gist behouden heeft, om suiker tot alcohol en koolzuur te vergisten. Hij leidde daaruit af, dat er hier een *endo-enzym* in het spel is, dat den naam *zymase* kreeg, maar dat men tegenwoordig liever *alcoholase* noemt. Men kan dit enzym met alcohol neerslaan en het vervolgens weer oplossen; bovendien is het gelukt gist te dooden met behulp van aceton, terwijl die doode gist dan nog het vermogen bezit, suiker te vergisten.

Tegenwoordig heeft men leeren inzien, dat bij deze alcoholische gisting meer enzymen werkzaam zijn, dat de zymase dus een verzamelbegrip is. Een bespreking van de samengestelde omzettingen, die ten slotte tot alcohol en koolzuurvorming leiden, kan hier echter buiten bespreking blijven.

Hetzelfde vermogen tot alcoholgisting vindt men ook bij tal van andere lagere organismen, b.v. soorten van het geslacht *Mucor*, waartoe verschillende van onze gewone schimmels behooren; maar nergens komt het zoo ontwikkeld voor als bij het geslacht *Saccharomyces*.

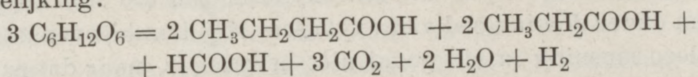
Er zijn onderzoekers, die zich de gewone zuurstofademhaling zóó voorstellen, alsof deze zou bestaan uit een intramoleculaire ademhaling, waarbij dus een splitsing van de samengestelde suikers en vetten in meer eenvoudige producten zou plaats hebben, en daarna pas uit een oxydatie van die splitsingsproducten onder den invloed van oxydasen. Men kan hiervan zeggen, dat deze meening in elk geval niet bewezen is, maar dat er toch ook gegronde bezwaren tegen in het midden gebracht kunnen worden; b.v. al dit, dat volstrekt niet altijd bij intramoleculaire ademhaling aethylalcohol gevormd wordt.

Tegenover de facultatief anaërobe organismen staan nu de *obligaat anaëroben*. Als voorbeeld daarvan kunnen genoemd worden de boterzuurbacteriën, die door Beyerinck tot het geslacht *Granulobacter* gebracht worden, terwijl anderen ze rekenen tot het geslacht *Clostridium*. Het verschil in opvatting is vooral hierin gelegen, dat het geslacht *Clostridium* gevestigd is op een morphologisch kenmerk (het ontstaan van de spore in het éene uiteinde van de cel, niet in het midden), terwijl de naam *Granulobacter* betrekking heeft op de aanwezigheid van een stof, die zich met Jodium blauw kleurt en die dus aan de granulose doet denken.

Boterzuurbacteriën leven in den grond en men kan ze gemakkelijk in kultuur krijgen, wanneer men op de volgende wijze te werk gaat. In een kolfje doet men water met 5 % glucose en 5 % fijn gemalen fibrine; het kolfje wordt tot aan den hals gevuld en dan door koking de lucht verdreven. Terwijl het nog kookt, wordt geënt met een weinig tuinaarde en dadelijk daarop de vlam verwijderd. Daar de sporen van de boterzuurbacteriën een zeer korte verwarming op 100° verdragen kunnen, blijven zij in leven; in

de uitgekookte vloeistof kunnen zij zich ontwikkelen tot vegetatieve cellen, terwijl dit met event. aanwezige andere sporen niet het geval is. Wanneer men het kolfje nu bij een temperatuur van 35° C. laat staan, vindt een krachtige ontwikkeling van boterzuurbacteriën op den bodem van de vloeistof plaats. Deze vormen o.a. CO_2, dat sporen van zuurstof verdrijft en de vloeistof boven van de lucht afsluit. Zoo is het mogelijk een obligaat anaërobe bacterie te kweeken in een open kolfje, zonder dat daarvoor ingewikkelde toestellen noodig zijn.

Bij die boterzuurgisting ontstaan als gassen koolzuur en waterstofgas, terwijl uit de glucose boterzuur en in geringere hoeveelheid enkele andere vetzuren gevormd worden. Wanneer men aanneemt, dat bij de omzetting tevens propionzuur en mierenzuur ontstaan, kan men deze voorstellen door de volgende vergelijking:



$$3\ C_6H_{12}O_6 = 2\ CH_3CH_2CH_2COOH + 2\ CH_3CH_2COOH + \\ + HCOOH + 3\ CO_2 + 2\ H_2O + H_2$$

Men treft nu een langzame reeks van overgangen aan tusschen deze obligaat anaërobe organismen en de obligaat aërobe, waartoe dan de hoogere planten gerekend moeten worden. Er zijn zelfs onderzoekers, die meenen, dat ieder levend wezen vrije zuurstof noodig heeft, dat het alleen op de spanning daarvan aankomt, die dan bij de obligaat anaërobe zeer klein zou behoeven te zijn.

Bij zulke organismen, die bewegelijk zijn, kan men de zuurstofbehoefte aantoonen met behulp van de zoogenaamde *ademhalingsfiguren* van BEYERINCK. Het gemakkelijkste krijgt men die te zien, wanneer men gebruik maakt van erwten, die men in een reageerbuisje brengt, terwijl men dan daarna het buisje met water vult. Er ontwikkelen zich nu bacteriën, die zich ophoopen in een laag op zekeren afstand van de oppervlakte van het water, waar de zuurstofspanning een bepaald bedrag bereikt. Fig. 175 geeft een afbeelding van ademhalingsfiguren, op deze wijze verkregen; het spreekt van zelf, dat men die buisjes zeer rustig moet laten staan, wil men de figuren goed te zien krijgen.

Eenige voorbeelden van anaërobe organismen wil ik hier nog noemen. Vooreerst de denitrificeeringsorganismen (*Bacillus denitrificans*), die vroeger reeds besproken werden, dan *Bacillus Tetani,* die oorzaak is van de wondkramp, en *Spirillum desul-*

furicans, die sulfaten reduceert. Laatstgenoemde is de hoofdoorzaak van de ontwikkeling van H_2S in onze grachten. Bij de sulfaatreductie zijn noodig organische stoffen en sulfaten; de eerste ontbreken in de meeste van onze grachten wel nooit; de

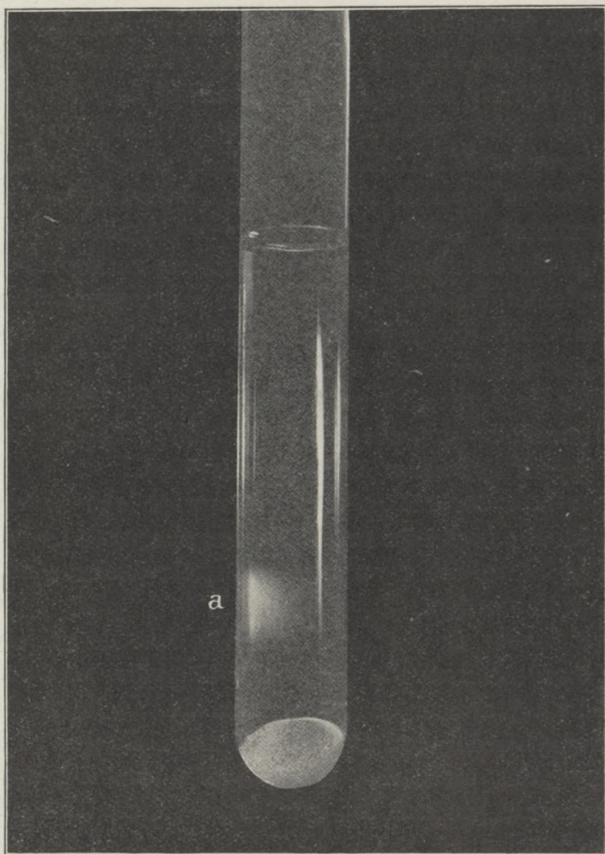
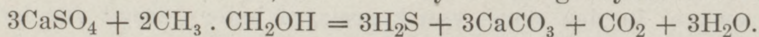


Fig. 175. Ademhalingsfiguur. In het reageerbuisje met water is een erwt gebracht; ten gevolge daarvan hebben er zich bacteriën in ontwikkeld, die zich bij een bepaalde zuurstofspanning bij *a* ophoopen.

laatste vindt men vooral daar, waar het water min of meer brak is. Men kan zich het proces op de volgende wijze voorstellen, wanneer men aanneemt, dat er aethylalcohol geöxydeerd wordt:



$$3CaSO_4 + 2CH_3 . CH_2OH = 3H_2S + 3CaCO_3 + CO_2 + 3H_2O.$$

Meer facultatief anaëroob zijn de melkzuurbacteriën, die uit

suikers melkzuur maken, dus 1 mol. glucose splitsen in 2 mol. $C_3H_6O_3$ en die daarbij meer samengestelde suikers, zooals de melksuiker, eerst splitsen door afgescheiden enzymen. Men vindt ze o.a. in melk en zij spelen ook een rol bij de bereiding van zuurkool.

Eiwitstoffen rotten bij afwezigheid van zuurstof; anders spreekt men van vergaan. In het eerste geval kunnen verschillende anaërobe bacteriën een rol spelen, waarbij dan de eiwitstoffen ten slotte gesplitst worden in een aantal eenvoudiger verbindingen, waaronder CO_2, NH_3, N_2, H_2, H_2S, skatol en indol. Wanneer afgestorven planten in den bodem door mikro-organismen worden aangetast, speelt daarbij nog een anaëroob proces een rol, namelijk de cellulosegisting, waarbij H_2 en vooral CH_4 ontstaan; het laatstgenoemde gas vindt men trouwens dikwijls ten gevolge daarvan in groote hoeveelheden in onzen bodem opgehoopt als zoogenaamd moerasgas.

Ook onder de pathogene mikro-organismen treft men sommige faculatief anaërobe aan, zooals de typhus- en de cholerabacillen (*Bacillus Typhi, Spirillum cholerae asiaticae*).

De groote meerderheid echter, ook van de lagere planten, zijn obligaat aëroob; toch zijn er daaronder een aantal, die een zeer eigenaardige ademhaling vertoonen. Enkele daarvan zullen hier nog besproken worden.

Vooreerst noem ik de azijnbacteriën, die aethylalcohol tot azijnzuur oxydeeren en die dus een belangrijke rol spelen in de azijnfabrieken. Wanneer er gebrek aan alcohol is, oxydeeren zij het azijnzuur verder tot CO_2; overigens kunnen zij ook nog andere oxydaties uitvoeren, zooals van normaal propylalcohol tot propionzuur, glucose tot gluconzuur, manniet tot fructose, glycol tot glycolzuur.

Deze azijnbacteriën zijn eigenlijk al tot de prototrophe wezens te rekenen, waarvan wij er vroeger reeds verschillende noemden, zooals de nitrificeeringsorganismen, den *Bacillus pantotrophus* en *B. methanicus;* nog twee andere groepen daarvan kunnen in dit verband besproken worden, namelijk de zwavelbacteriën en de ijzerbacteriën.

Zwavelbacteriën oxydeeren H_2S tot zwavel en water, waarbij de zwavel in den vorm van korrels, of beter gezegd van halfvloeibare massa's in de cellen is te vinden. Die zwavel kan men

aantoonen, door te laten zien, dat de korrels niet oplossen in alcohol, aether, chloroform, benzine, enz., daarentegen wel in zwavelkoolstof. Is er gebrek aan H_2S, dan wordt ook de zwavel verder geoxydeerd tot H_2SO_4, dat dan in het omringende water tot $CaSO_4$ wordt. Zoo vindt in onze grachten een kringloop van de zwavel plaats. Desulfureerende bacteriën maken uit de sulfaten H_2S en dit wordt weer door zwavelbacteriën geoxydeerd tot sulfaat. Geeft men de bacteriën geen H_2S meer, dan is in 24—2 maal 24 uur alle zwavel uit de protoplasten verdwenen en de cellen sterven. In veel van onze wateren kan men zwavelbacteriën dikwijls aantreffen; sommige daarvan vallen sterk in het oog door hun paarse kleur, daar zij tot de zoogenaamde *purperbacteriën* behooren. Er zijn draadvormige cellen onder en andere van afwijkende gedaante; zoo onderscheidt men geslachten als *Thiobacillus*, *Thiospirillum*, *Beggiatoa*, enz. Dat deze organismen CO_2 kunnen assimileeren, werd vroeger reeds vermeld.

IJzerbacteriën zijn minder goed bekend; in het algemeen zijn zij draadvormig, behoorende tot de geslachten *Cladothrix* en *Crenothrix;* zij onderscheiden zich door hun vermogen de ferroverbindingen te oxydeeren tot ferriverbindingen. Men vindt ze dan ook dik bezet met Fe_2O_3, waardoor zij in slooten bruine massa's vormen. Men kan *Crenothrix* (een vorm, die nu en dan in onze waterleidingen is aangetroffen en die daar aanleiding kan zijn tot verstopping van de buizen) kweeken op baksteenen, die men bevochtigt met een oplossing van $FeSO_4$; organische stoffen schijnen zij niet te gebruiken. Vermoed wordt, dat de vorming van ijzeroer aan deze organismen is toe te schrijven.

Men kan aantoonen, dat ook bij de ademhaling van lagere organismen een zekere hoeveelheid levende kracht vrij komt, die zich o.a. uiten kan in den vorm van warmte. Men kan b.v. bij de gewone alcoholische gisting de warmte-ontwikkeling met behulp van een thermometer meten. Iedereen is trouwens bekend met processen, waar mikro-organismen aanleiding zijn tot broeien, zoo bij het broeien van katoen, tabak, hooi. Treedt in zulke gevallen ontbranding in, dan kan deze natuurlijk niet het werk van mikroben zijn, maar de beginnende stijging van de temperatuur moet dikwijls toch wel aan deze lagere planten geweten worden.

Nog in een anderen vorm kan de energie hier echter naar

buiten worden afgegeven, namelijk als licht. Verschillende planten bezitten het vermogen licht af te geven. O.a. kan men dit waarnemen bij sommige paddestoelen en daar zal menigeen het 's nachts wel eens hebben gezien. Ook in kulturen op kunstmatige voedingsbodems kan men het daar opmerken, b.v. bij *Agaricus melleus*.

Maar het lichten is veel opvallender bij verschillende bacteriën, die door Beyerinck vereenigd worden tot het geslacht *Photobacterium*, b.v. *Ph. phosphorescens*, *luminosum*, *indicum*, enz. Men kan zich zulke bacteriën gemakkelijk verschaffen, wanneer men zeevisch in zeewater (desnoods ook een 3 $^0/_0$ NaCl-opl.) plaatst zoodanig, dat een deel van de visch in de lucht uitsteekt. Hierop zal men lichtende puntjes kunnen zien verschijnen, vanwaar men de bacteriën op vischbouillongelatine in reinkultuur kan verkrijgen.

Men kan nu aantoonen, dat, wanneer men deze bacteriën verdeelt in zeewater, dat weinig zuurstof bevat, het lichten spoedig tot een einde komt, wegens het gebrek aan zuurstof; schudt men dan dit water met lucht, dan ziet men dadelijk het lichten weer te voorschijn treden. Men heeft dan ook soorten van *Photobacterium* gebruikt als reagens op zuurstof.

Wanneer men zulke bacteriën kweekt met pepton als eenige C-bron, lichten zij niet; er moet een suiker bij. Daar deze suiker niet bij alle soorten van *Photobacterium* identiek is, bezit men hierin tevens een middel ter onderscheiding van bepaalde suikers.

In kultuur kan men de hoeveelheid individuën van *Photobacterium* zoo groot maken, dat het met behulp van zulk een kultuur zelfs mogelijk is, een boek te ontcijferen; toch ziet het er niet naar uit, dat het denkbeeld, dat wel eens opgeworpen is, om zulke bacteriën voor de verlichting van kamers te bezigen, spoedig tot uitvoering zal komen. In de natuur is het aantal individuën gewoonlijk niet zoo groot, dat zij een opvallend lichtverschijnsel teweeg brengen. Alleen in zeldzame gevallen is het lichten der zee aan zulke *Photobacterium*soorten te wijten; vooral in warmere streken kan men dit een enkele maal waarnemen.

Het vermogen, om te lichten, kan bij *Photobacterium*soorten zeer gemakkelijk verloren gaan, zonder dat de bacteriën zelf afsterven. Zoo ziet men, dat zij niet meer lichten, wanneer zij gedurende eenigen tijd bij temperaturen boven 15° C. gekweekt

worden, niettegenstaande zij doorgaan met vermenigvuldiging en groei. Een terugkeer van het lichtend vermogen is in zulke gevallen tot nu toe niet verkregen.

§ 28. Algemeene beschouwingen over groei.

Wanneer de leek spreekt over *groei*, verstaat hij daaronder een toename in grootte van levende wezens. De natuuronderzoeker daarentegen vergenoegt zich niet met de constateering van die toename in grootte; hij ziet, dat het verschijnsel oneindig veel gecompliceerder is.

Vergelijkt men toch eens de eicel van een wier met die van een eik, dan ziet men uiterlijk niet veel verschil. Maar wanneer tijdens de ontwikkeling beide gaan groeien tot een volwassen plant, blijkt dat er niet alleen toename in grootte plaats heeft, maar dat ook de vorm, die daarbij optreedt, in de beide gevallen zeer verschillend is. De uitwendige bouw en de inwendige struktuur zijn kenmerkend voor de bepaalde soort, waarmee wij te doen hebben. Een eicel van een eik zal altijd weer een eik doen ontstaan, een kiemcel van een wier geeft altijd het aanzijn aan een bepaald wier.

Men kan het ook anders uitdrukken en wel zoo, dat de experimenteele morphologie eigenlijk een onderdeel uitmaakt van de leer van den groei of dat men het hoofdstuk groei onder zal brengen onder de morphologie. Wij hebben dit niet gedaan, maar toch zal telkens weer blijken, dat er herhaaldelijk aanknoopingspunten zijn te vinden tusschen die twee hoofdstukken van de plantkunde. In deze § zullen wij ons meer in het bizonder met die aanknoopingspunten bezig houden, om dan in de volgende §§ te handelen over de eigenlijke toename in grootte en over de algemeene factoren, die invloed kunnen hebben op den groei, voor zoover men daaronder meer in het bizonder verstaat de toename in grootte.

Zooeven werd er op gewezen, dat een eicel van een bepaalde soort steeds weer uitgroeit tot een volwassen plant van die soort; maar dan moet men zich toch ook duidelijk voor oogen stellen, dat een soort zich alleen onder bepaalde omstandigheden zoo voordoet, als men haar kent. Wisselen die omstandigheden eenigszins aanzienlijk, dan kan ook de vorm groote wijzigingen ondergaan. Het is maar noodig, even te wijzen op de proeven

door Bonnier genomen omtrent den invloed van het alpine klimaat op de plant, die in § 33 van de *Morphologie* beschreven werden, om in te zien, hoe ver dit gaan kan.

Men kan echter ook vragen, hoe het staat, met hetgeen er uit een enkele cel van een vegetatiepunt kan groeien. Daarvoor geldt vrijwel hetzelfde; ook zulk een cel kan zich nog tot allerlei ontwikkelen en ook dit werd onder het hoofdstuk morphologie uitvoerig betoogd. Uit tal van verschijnselen werd afgeleid, dat theoretisch gezegd kan worden, dat elke cel van een plant alle ontwikkelingsmogelijkheden bezit, die binnen den vormenkring van de soort behooren. M.a.w. er bestaat geen essentieel onderscheid tusschen *kiemplasma* en *somatisch plasma*.

Ten einde te begrijpen, wat onder deze namen verstaan wordt, is het noodig, iets uitvoeriger te zijn. Daarvoor beschouwen wij eerst een bacterie; deze kan zich door deeling vermenigvuldigen en er ontstaan zoo twee nieuwe cellen, die ieder op zich zelf het leven van de vorige cel voortzetten. Er gaat hierbij geen enkel deel van het levende protoplasma te gronde, of, zooals Weismann het heeft uitgedrukt, men kan spreken van de onsterfelijkheid der ééncellige wezens.

Anders wordt het bij meercellige planten; denken wij maar eens aan een of ander wier. Hier wordt b.v. een eicel gevormd, die na bevruchting door een mannelijke cel tot een jonge plant uitgroeit. Deze kiemcel bevat dus dat deel van het wier, dat ook weer een voortgezet leven zal voeren, terwijl daartegenover de lichaamscellen staan, die na een zekeren tijd te gronde gaan en sterven. Van de eene kiemcel naar de volgende kan men nu een onafgebroken reeks van cellen onderscheiden, die dezelfde eigenschap bezitten als de bacteriecel, dat zij namelijk de bewaarders zijn van dat deel van het wier, dat „onsterfelijk" is. Alleen ontstaan bij hun opvolgende deelingen niet twee van die cellen, maar de eene zal tot volwassen lichaamscel worden, dus ten slotte sterven, terwijl de andere het meristematische bestaan zal voortzetten. Zulk een reeks van cellen tusschen de eene en de volgende kiemcel nu noemt men de *kiembaan* en het protoplasma van die cellen heet *kiemplasma*. Daartegenover worden dan de andere cellen *somatisch* genoemd en hetzelfde woord wordt gebezigd, om het protoplasma van die cellen aan te duiden.

Bij dieren heeft men gemeend, een scherp onderscheid te moeten maken tusschen kiemplasma en somatisch plasma. Bij planten is het gebruik van die woorden somtijds niet van gemak ontbloot, maar met volkomen zekerheid kan uitgesproken worden, dat er geen essentieel onderscheid tusschen bestaat. Wij hebben daarvan vroeger reeds verschillende voorbeelden gezien, toen wij uitmaakten, dat elke cel alle mogelijke ontwikkelingsmogelijkheden bezit binnen het kader van de soort, maar wij zullen nu nog een reeks van verschijnselen leeren kennen, die hetzelfde bewijzen; ik bedoel de *regeneratieverschijnselen.*

Wanneer men aan een plant een wond aanbrengt, zullen de cellen onmiddellijk bij de wond sterven, maar de *wondprikkel,* zooals men den onbekenden invloed van de wond noemt, uit zich hierin, dat onder de wond een meristeem wordt aangelegd. Er ontstaat wondcallus of wondkurk of beide, zooals vroeger reeds besproken werd, en in zulk een callus kunnen zich knoppen vormen, die men dan ook *callusknoppen* noemt, en die in staat zijn, de geheele plant te regenereeren.

Zeer bekend zijn zulke callusknoppen, wanneer men bladen b.v. van *Begonia* of een andere plant stekt. Er vormt zich dan aan de basis van het blad een wondcallus, waarin wortels en knoppen ontstaan, die beide uitloopen, zoodat er een nieuwe plant zich ontwikkelt uit willekeurige bladcellen. Ik wijs er op, dat niet altijd bij het stekken van bladen zulke callusknoppen een rol spelen; bij het wonderblad, *Bryophyllum calycinum*, zijn de knoppen aan den bladrand van den aanvang af aanwezig.

Zoo kan men ook wortels stekken, zooals dit o.a. bij de paardebloem (*Taraxacum*) mogelijk is; dan ontwikkelen zich daarop de callusknoppen, die nieuwe planten geven zullen.

Bij het stekken van stengels is er meestal geen sprake van het ontstaan van nieuwe knoppen, wel van de vorming van wortels, of dikwijls van het uitgroeien van wortelbeginsels, die reeds van den aanvang af waren aangelegd. Dit stekken kan op verschillende manieren geschieden, namelijk als *stekken* in engeren zin, als *afleggen* en als *marcotteeren.*

Bij het stekken wordt eenvoudig een tak afgesneden en deze met de sneevlakte in den grond geplaatst; hierbij bestaat de kans dat de stek verdroogt, voordat de noodige wortels gevormd,

zijn, die uit den grond water en anorganische voedingsstoffen hebben kunnen opnemen.

Ten einde aan dit gevaar te ontkomen kan men afleggers maken, d.w.z. men buigt een tak zoover om, dat deze over een zekere uitgestrektheid in den grond terecht komt. Nu kunnen daar wortels uitloopen en nadat die beworteling heeft plaats gehad, wordt de tak afgesneden aan het deel, dat basaalwaarts van die wortels gelegen is.

Een andere methode, die men bezigt, om aan het boven ge-



Fig. 176. Marcotte. Stengel van een plant, omgeven met een kluit aarde, die met veenmos vochtig gehouden wordt. Nadat zich hierin wortels ontwikkeld hebben, wordt de top van de plant onder die wortels afgesneden en uitgeplant.

noemde gevaar te ontkomen, bestaat in het maken van *marcotte's*, of zooals men op Java zegt, van *tjangkoks*. Daartoe wordt de stengel omgeven door een kluit aarde, die goed vochtig gehouden wordt (zie fig. 176). Hier ontstaan wortels en nadat deze in voldoende hoeveelheid gevormd zijn, wordt de stengel doorgesneden onder de plaats. waar de wortels zich bevinden, en in den vollen grond overgeplant.

Nog op een andere wijze kunnen hoogere planten ongeslachtelijk vermenigvuldigd worden, namelijk door toepassing van de methode der *veredeling*. Dan wordt een tak overgebracht op het wortelstelsel van een andere plant van dezelfde soort of ten minste van een na verwante soort.

Daarbij kunnen weer drie verschillende procédé's worden toegepast. Vooreerst het *copuleeren*. Hierbij snijdt men den tak, dien men enten wil, schuin af; daarna wordt op den *onderstam*

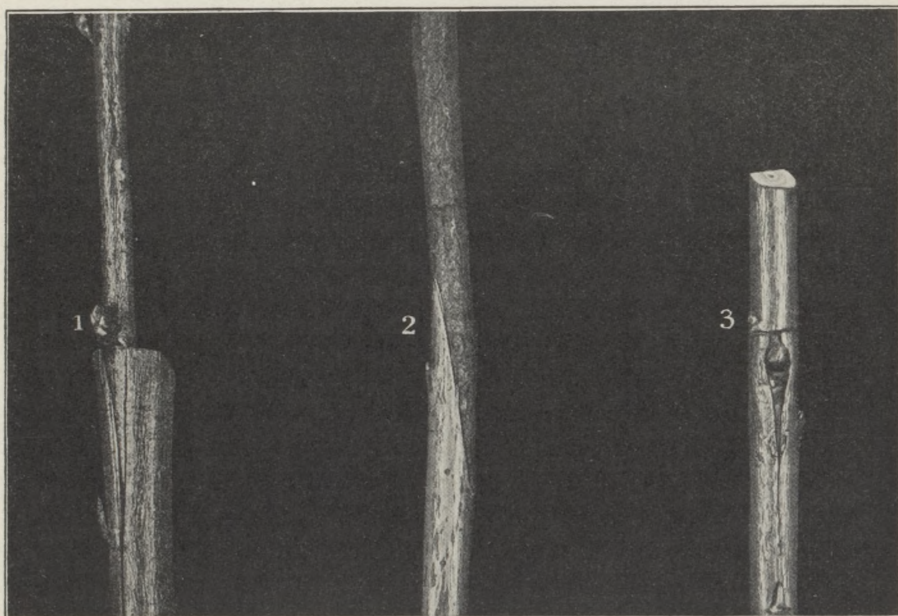


Fig. 177. 1. Enten in de spleet. 2 Copuleeren. 3. Occuleeren. Om de voorwerpen beter zichtbaar te maken, zijn de entwas en de omwikkeling weggelaten.

een tak van gelijke dikte uitgekozen en hierop een sneevlakte van dezelfde helling aangebracht. Vervolgens worden de twee takken zoo nauwkeurig mogelijk op elkaar geplaatst, terwijl men zorg draagt, dat de cambia op elkaar komen te liggen, en nu vastgebonden (zie fig. 177, 2); is alles goed gelukt, dan vindt volkomen vergroeiing plaats.

Bij het *enten in de spleet* wordt een wigvormige insnijding gemaakt in een tak van den onderstam en hierin een takje van

de ent gezet, dat van onderen wigvormig toegespitst is, zoodanig dat ook hier de cambia aaneensluiten (zie fig. 177, 1).

Eindelijk kan men *oculeeren;* in dat geval wordt een knop van de plant, die men enten wil, afgesneden met een schildvormig stukje van het onderliggende weefsel. In een tak van den onderstam worden twee insnijdingen gemaakt loodrecht op elkaar, zoodat er een T-vormige figuur ontstaat. Op die plek kan men nu den bast eenigszins oplichten en hieronder den knop met het schildje schuiven, waarna alles weer vast vereenigd wordt. Ook hier moet een vergroeiing van de cambia plaats hebben (zie fig. 177, 3).

Bij het enten blijven de eigenschappen van de twee planten onveranderd. Het duidelijkste blijkt dit wel uit den verschillenden diktegroei, waardoor de entplaats later bij tal van boomen nog gemakkelijk te herkennen is, zooals iedereen wel eens gezien heeft. Wat men vroeger *entbastaarden* noemde, waren òf periklinaalchimaeren, òf vormen van infectieuse chlorose; het is niet noodig, daarop nader in te gaan, daar beide groepen van verschijnselen vroeger reeds besproken werden.

Een vraag, die hier wellicht even behandeld kan worden, is deze, of men bij voortplanting door stekken of enten te doen heeft met een voortzetting van het oude individu. Om die vraag te beantwoorden, zou men dan eerst moeten weten, wat men onder een individu verstaat. Wij zullen die vraag hier niet behandelen, omdat ons die te ver op zuiver philosophisch terrein zou brengen. Alleen wil ik er op wijzen, dat de eerste vraag een zekere beteekenis kan hebben in verband met het volgende.

Er zijn onderzoekers, die zich voorstellen, dat aan de individuën van elke plantensoort een bepaalde leeftijdsgrens gesteld is, die de plant niet overschrijden kan. Dit is een bewering, die niet bewezen is; maar accepteert men dit eenmaal, dan volgt daaruit, dat een stek niet langer leven kan dan de boom, waarvan de stek afkomstig is. Neemt men eens aan, dat alle populieren van een land afkomstig waren van stekken van één en hetzelfde individu, dan zou daaruit volgen, dat al die populieren na een bepaald jaar te gronde zouden moeten gaan. Of met andere woorden, de voortdurende vegetatieve voortplanting zou ten gevolge moeten hebben het uitsterven van een soort. Nu is dit door practici herhaaldelijk beweerd, maar even dikwijls tegengesproken.

Wanneer men bedenkt, dat de wijnstok, het suikerriet, de pisangs, de meeste vruchtboomen reeds sedert eeuwen uitsluitend vegetatief worden voortgeplant, zal men neiging hebben, om niet voetstoots aan die degeneratie door voortdurende vegetatieve voortplanting te gelooven. Wel wordt het verdwijnen van sommige rassen van vruchtboomen daaraan toegeschreven, maar er is ook een andere verklaring mogelijk. Hetzelfde geldt voor sommige raadselachtige ziekten, die men het gevolg acht te zijn van degeneratie, veroorzaakt door langdurige vegetatieve voortplanting. Zoo is het gegaan met de serehziekte van het suikerriet; intusschen is gebleken, dat ook suikerrietplanten, door uitzaaiïng verkregen, serehziek kunnen worden, zoodat deze bewering in het niet zinkt. Alles bijeengenomen moet opgemerkt worden, dat de voorstanders van de degeneratietheorie tot nu toe geen afdoende bewijzen voor hun meening hebben weten aan te voeren.

Wij hebben vroeger reeds uitvoerig gehandeld over de formatieve prikkels, die in den vorm van uitwendige omstandigheden invloed uitoefenen op den groei en die zoo den vorm en den bouw van de plantendeelen kunnen wijzigen; gallen, alpenplanten en jeugdvormen zijn als voorbeelden behandeld.

Er bestaan nu echter ook inwendige prikkels, die invloed hebben op den groei; deze worden dikwijls samengevat onder den naam *correlatie*. Natuurlijk zegt zulk een woord niets, maar men groepeert daarmede toch eenige waarnemingen bijeen, die verwantschap met elkaar schijnen te bezitten.

Voorbeelden van correlatie hebben wij zooeven reeds behandeld. Zoo b.v. het uitloopen van de wortelbeginsels van stekken, die zich niet ontwikkelen, zoolang de verbinding met de eigen wortels niet gestoord is. Ook bij de vorming van wondcallus en wondkurk heeft men met correlatieve beïnvloeding te maken.

Andere voorbeelden kan men zien bij aardappelen; wanneer men hier de bovenaardsche deelen wegsnijdt, gaan één of meer stolonen, die anders onderaardsche aardappels gevormd zouden hebben, uitloopen tot bebladerde stengels. Snijdt men bij een spar den eindknop af, dan gaan één of meer van de bovenste spruiten, die anders horizontaal verder gegroeid en dan dorsiventraal zouden geworden zijn, zich oprichten. Zij worden dan radiair symmetrisch en gedragen zich geheel zooals een gewone hoofdas. Nog een voorbeeld levert de reeds meer

genoemde *Bryophyllum,* waar de knoppen, die langs den bladrand gezeten zijn, alleen dan gaan uitloopen, wanneer de verbinding van het blad met het verdere deel van de plant verbroken wordt.

Het zou geen zin hebben, het aantal voorbeelden van die



Fig. 178. Wilgentakken in een vochtige ruimte opgehangen, links in normalen stand, rechts omgekeerd. In beide gevallen is de polariteit zichtbaar, daar de wortels vooral aan het organische ondereinde, de spruiten aan den organischen top uitloopen.

correlatiegevallen nog te vermeerderen. Alleen zal het noodig zijn, op één enkele groep van verschijnselen te wijzen, die hiermee samenhangen; ik bedoel de *polariteit.*

Wanneer men een wilgetak afsnijdt en die in een vochtige

ruimte ophangt, ziet men, dat aan het bovenste uiteinde de knoppen gaan uitloopen, aan het ondereinde daarentegen de wortelbeginsels. Figuur 178 geeft dit verschijnsel weer en in die figuur ziet men tevens, dat bij een omgekeerd opgehangen tak juist hetzelfde geschiedt, d.w.z. aan het apicale deel van den stengel, dat nu naar beneden gekeerd is, loopen de knoppen uit; aan het basale deel, dat nu naar boven toe gericht is, loopen de wortelbeginsels uit. Men kan hier dus niet te doen hebben met iets, dat veroorzaakt wordt door de ligging der deelen ten opzichte van het middelpunt van de aarde, maar wel door de ligging ten opzichte van top en basis in de plant. Opvallend is daarbij vooral, dat men aan elk stuk stengel, mits het niet al te kort is, deze tegenstelling van *top* en *basis* voor den dag ziet komen.

Er zijn nog een aantal andere waarnemingen, die op polariteit wijzen; één er van moge hier vermelding vinden. Het is aan VÖCHTING, wien wij in het algemeen de meeste onderzoekingen op dit gebied danken, gelukt, stukken weefsel uit vleezige planten b.v. uit rapen, uit te snijden en die, nadat zij weer in de gemaakte opening geplaatst waren, tot vergroeiing te brengen. Hetzelfde kon hij doen, wanneer hij een ander exemplaar van dezelfde soort gebruikte; ook dan kreeg hij vergroeiing. Alleen, er is een mits bij: die uitgesneden stukken moeten in denzelfden stand geplaatst worden, die zij in de intacte plant innamen. Zet men ze omgekeerd, dan vergroeien de weefsels niet. Men kan dit zoo uitdrukken, dat men zegt, dat de basis van het eene stuk vergroeien kan met den top van het andere, of m.aw. gelijknamige polen vergroeien niet, ongelijknamige wel.

In het algemeen is de polariteit bij hoogere planten niet omkeerbaar; wel is dat gelukt bij enkele wieren, b.v. door de richting van het invallende licht te doen veranderen. In zekeren zin kan men van verandering van pool ook spreken, wanneer een meristeem van een wortel overgaat in een stengelmeristeem, zooals dit in enkele gevallen is geconstateerd, b.v. bij de addertong (*Ophioglossum vulgare)* en de bleekgele *Orchidee Neottia Nidus avis* (zie ook fig. 153).

§ 29. LENGTEGROEI.

Wanneer men den totalen lengtegroei van eenig deel wil bepalen, is het natuurlijk noodig tot meting over te gaan. De

moeilijkheden, daaraan verbonden, zijn uitsluitend het gevolg van het geringe bedrag van den groei, zoodat men somtijds zeer lang moet wachten, wil men meetbare grootheden verkrijgen.

Maar men kan natuurlijk hulpmiddelen aanwenden, om op de een of andere wijze voor een vergrooting te zorgen en dus de mogelijkheid openen, om in kortere perioden waar te nemen.

Het meest voor de hand liggend is het gebruik van het mikroskoop; bij meting van den groei van mikroskopisch kleine deelen, zooals schimmeldraden, kan men dan ook hiermede volstaan; daarbij wordt dan in het oculair een verdeelde schaal aangebracht. Heeft men te doen met grootere deelen, dan kan men zich beperken tot zwakkere vergrootingen en in de meeste gevallen zal men bovendien het mikroskoop horizontaal moeten plaatsen, of een andere soort van kijker, een *kathetometer*, bezigen.

Een ander middel bezit men in den *auxanometer* of *groeimeter*; dit toestel is zoodanig ingericht, dat de groei op de een of andere wijze vergroot kan worden; daarbij worden dan nu die vergroote waarden afgelezen. Het meest gebruikte toestel is de *groeiboog*, die in fig. 179 is afgebeeld.

Hierbij wordt om het uiteinde van een spruit een draad bevestigd, die in verbinding staat met een zijden koord, dat over een katrol loopt en aan het andere uiteinde door een klein gewicht gespannen wordt gehouden. Aan deze katrol is een wijzer verbonden, die zich met zijn uiteinde langs een verdeelden graadboog beweegt. Wanneer zulk een spruit nu groeit, zal het koord zich verplaatsen en daarmee zal de katrol een draaiïng ondergaan, die natuurlijk vergroot wordt weergegeven door den top van den wijzer in de verhouding van zijn lengte tot den straal van de katrol.

Het is natuurlijk ook mogelijk, de katrol in verbinding te brengen met een rad van veel grooter diameter, waarvan de omtrek de beweging eveneens vergroot zal weergeven; maakt men daar op de een of andere wijze een schrijfstift aan vast, dan is het mogelijk den groei te laten opschrijven op een langzaam draaienden trommel; men verkrijgt dan dus een *zelfregistreerenden auxanometer*. De verschillende bestaande systemen daarvan laten nog veel te wenschen over, of hun inrichting is te gecompliceerd om er hier een beschrijving van te geven. Alleen kan opgemerkt worden, dat het meest volkomene van deze toestellen, de auxa-

nometer van KONINGSBERGER op het volgende beginsel berust. Een groeiend plantje drukt een dun platinaplaatje omhoog, dat op 10 μ afstand van een stiftje staat. Zoodra het daarmee door den groei van de plant in aanraking komt, wordt een electrische stroom gesloten, die den vorigen toestand herstelt en die tevens een teeken geeft op een draaiende trommel, waardoor de tijd,

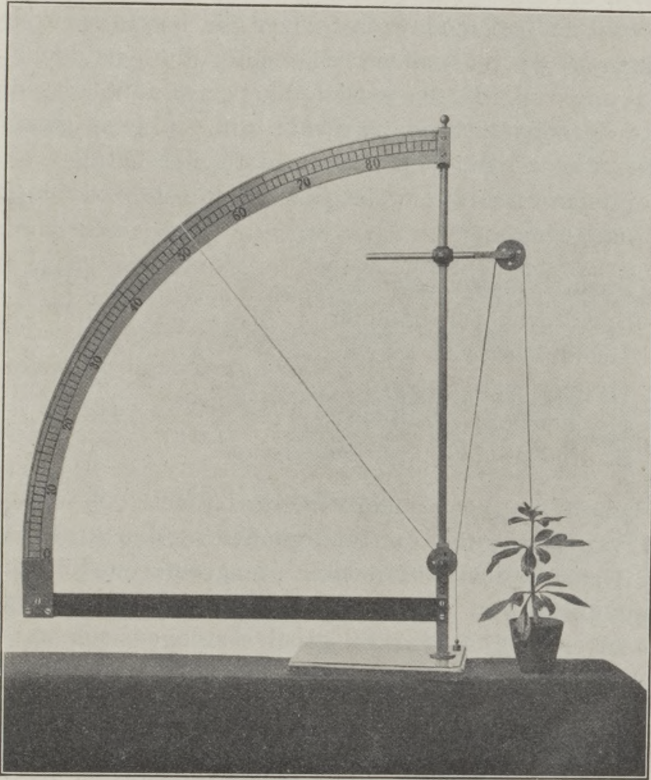


Fig. 179. Groeiboog. De top van den wijzer geeft de grootte van den groei aan, vergroot in de verhouding van den straal van de onderste katrol tot de lengte van den wijzer.

die noodig is voor den groei van telkens 10 μ, bepaald kan worden.

Wat leeren nu de waarnemingen met een van de bovengenoemde toestellen? Ten eerste, dat er, zooals wel te voorzien was, groote verschillen bestaan tusschen den groei van de eene en die van de andere plant. Terwijl de verlenging in de minuut gewoonlijk minder bedraagt dan 0,005 mm., heeft men daartegenover ge-

meten: bij kiemplantjes van de haver 0,03 mm., bij de bovenaardsche spruiten van de bamboe 0,6 mm., bij de meeldraden van de tarwe 1,8 mm., bij den vruchtsteel van een paddestoel, dien men in de tropen veel aantreft, tot de groep der stinkzwammen behoorende, *Dictyophora phalloidea*, zelfs 5 mm.

Maar zulke cijfers zeggen ons heel weinig, omdat de totale groei niet alleen afhankelijk is van de groeisnelheid, maar ook van de lengte van de groeiende zone. Over die lengte spreken wij in een volgende §; nu kunnen wij echter de gemiddelde groeisnelheid opgeven, d.i. de verlenging per minuut, uitgedrukt in % van de groeiende zone. Daarvoor zijn o.a. de volgende cijfers gevonden, die wel duidelijk maken, dat zulke getallen er geheel anders uitzien dan die, welke alleen de totale verlenging per minuut aangeven.

Spruit van een *Begonia*	0,58 %
Spruit van een bamboe	1,27 „
Meeldraden van tarwe.	60 „
Hyphen van *Botrytis*	83 „
Hyphen van *Rhizopus*.	118 „
Stuifmeelbuizen van *Balsamine* . . .	220 „

Met behulp van een auxanometer is men ook in staat den invloed van uitwendige omstandigheden op den groei te onderzoeken. Daarbij doet zich echter één groote moeilijkheid voor, dat namelijk tal van organen niet gelijkmatig groeien, maar dat zij een zekere periode in hun groei vertoonen, ook wanneer de uitwendige omstandigheden volkomen constant gehouden worden. Dit verschijnsel kan het beste blijken uit cijfers, die betrekking hebben op de sporangiëndragers van een schimmel, *Phycomyces nitens* (zie ook fig. 189). Hier wordt opgegeven, hoeveel een sporangiëndrager gegroeid is telkens in $57^1/_3$ minuut, uitgedrukt in schaaldeelen, die ieder de lengte hebben van 52,1 μ: 8,4 9,6 9,65 9,35 9,3 9,6 8,9 9,6 8,1 6 3,8 2,6 1,3 0,6 0,5 0,1 0,1 0 0,9 2,0 6,64 . . . . hierop volgen een aantal grootere waarden, die ten slotte weer kleiner worden, totdat de groei tot stilstand komt. Men ziet hier twee zoogenaamde *groote perioden*, gescheiden door een tijd van vrijwel volkomen stilstand van den groei. Die stilstand hangt in dit geval samen met den aanleg van het sporangium op den top van den sporangiëndrager. Maar in de

meeste gevallen, b.v. bij de ontwikkeling van een kiemwortel aan een zaad of van de hypocotyle as, vindt men slechts één enkele groote periode van den groei.

Daarmee zal dus ter dege rekening gehouden moeten worden, wanneer de invloed van de uitwendige omstandigheden onderzocht wordt; liefst zal men dit doen ten tijde, dat het deel zich in het stadium bevindt, waarop de sterkste groei wordt aangetroffen; rekening moet echter worden gehouden met de mogelijkheid, dat de periode zelf door den invloed der uitwendige omstandigheden verlengd of verkort wordt.

Men heeft nu b.v. den invloed van het watergehalte nagegaan en, zooals wel te verwachten was, gezien, dat beneden een zeker watergehalte van den grond, de groei zeer sterk vertraagd wordt. Wij kunnen in verband daarmee nog eens verwijzen naar fig. 136, waar de groei van bamboe op Ceylon bij dag en bij nacht grafisch is weergegeven en waar duidelijk blijkt, dat overdag de vochtigheidstoestand de beperkende factor van den groei is, 's nachts daarentegen de temperatuur.

Zoo is onderzocht de invloed van drukking en rekking op den groei; maar vooral heeft men zich bezig gehouden met waarnemingen over den invloed van de temperatuur en van het licht op den groei. Wij zullen beide groepen van verschijnselen nog iets meer in bizonderheden moeten behandelen.

Vooreerst de temperatuur; deze doet zich gelden op dezelfde wijze, als bij andere levensprocessen het geval is. Ten bewijze geef ik hier den groei van de kiemworteltjes van de sterkers (*Lepidium sativum*), bij verschillende temperaturen gemeten. In de volgende tabel staan twee kolommen van cijfers; de eerste hebben betrekkingen op den groei in $3^1/_2$ uur, de tweede op den groei in de volgende $3^1/_2$ uur:

temperatuur	groei in $3^1/_2$ uur:	groei in de volgende $3^1/_2$ uur:
10° C.	1,0	0,9
15° „	1,8	2,7
20° „	3,4	2,95
25° „	4,05	4,65
26° „	4,15	4,95
27° „	4,3	5,2

temperatuur	groei in $3^1/_2$ uur:	groei in de volgende $3^1/_2$ uur:
28° C.	5,1	4,9
29° „	5,3	4,8
30° „	5,4	4,6
31° „	4,8	3,17
32,5° „	3,7	2,15
35° „	2,0	0,9
37,5° „	1,2	0,1

Hier ligt dus het optimum in de eerste $3^1/_2$ uur van waarneming bij ongeveer 30°, in de tweede $3^1/_2$ uur daarentegen bij 27° C. Ook hier dus een versnellende invloed van hoogere



Fig. 180. Links gewone groene planten van de tuinboon (Vica Faba), rechts dergelijke planten, die zich in het donker ontwikkeld hebben en die dientengevolge geëtioleerd zijn.

temperaturen, die echter ten slotte wordt tegengewerkt door een vertraging, die des te grooter is, naarmate de temperatuur hooger is en een bepaalde temperatuur langer heeft ingewerkt. Het zal niet noodig zijn, daaromtrent uitvoeriger te worden, na al hetgeen er bij de ademhaling reeds over gezegd is.

Alleen verdient het wellicht vermelding, dat SACHS voor verschillende gewassen uit warme luchtstreken zeer hooge minima voor den groei aangeeft. Terwijl bij tarwe het minimum zou liggen bij 5° C., zou dit getal bij mais 9,5° en bij de pompoen *(Cucurbita Pepo)* zelfs 13,7° zijn. Het komt mij voor, dat er alle aanleiding is, deze cijfers eens met meer moderne hulpmiddelen te verifieeren.

Wat het licht betreft, moet onderscheid gemaakt worden tusschen den formatieven invloed, zooals die zich voordoet bij



Fig. 181. Links gewone groene kiemplanten van mais, rechts dito-planten, in het donker ontwikkeld en dus geëtioleerd.

het *etiolement*, en den rechtstreekschen invloed op den lengtegroei. Ten opzichte van den eersten wijs ik op fig. 180, waar naast elkaar afgebeeld zijn groene en geëtioleerde planten van *Vicia Faba*, de gewone tuinboon, en fig. 181, waar hetzelfde is geschied met kiemplantjes van mais. Maar dit verschijnsel behoort hier niet thuis; het zou in de vorige § of bij de experimenteele morphologie besproken hebben moeten worden; daarom volsta hier een verwijzing naar de figuren.

Langer zullen wij stilstaan bij den invloed, dien het licht heeft

op het bedrag van den lengtegroei. De meest nauwkeurige proeven daaromtrent zijn zoodanig genomen, dat een plantje, b.v. een sporangiëndrager van *Phycomyces*, of een kiemplantje van de haver, of van de zonnebloem, in het donker gekweekt werd bij een constante temperatuur; daar werd dan gedurende een zeer bepaalden tijd licht op geworpen, afkomstig van een lichtbron, waarvan de intensiteit nauwkeurig bekend was, terwijl dit licht zooveel mogelijk alzijdig het plantje bereikte, zoodat krommingen waren buitengesloten. Dan werd het licht weer gedoofd en na bepaalde tijdstippen met behulp van een horizontaal mikroskoop de groei gemeten. Ten einde daarbij niet weer een nieuwen invloed van het licht te ondervinden, werd die waarneming gedaan met rood licht; wij zullen zoo straks zien, dat dit in elk geval een veel geringeren invloed uitoefent dan het witte.

Men drukt de sterkte van de belichting nu uit, door te nemen het product van twee cijfers; het eene geeft de lichtsterkte aan op de plaats, waar het plantje staat, uitgedrukt in meterkaarsen; het andere geeft den belichtingstijd in secunden; het product wordt genoemd het aantal *meterkaarssecunden* (MKS) en het zal wel duidelijk zijn, dat men hier met een energiehoeveelheid te maken heeft.

Bij Phycomyces werd van vier kanten licht gegeven en wel van $^1/_4$ tot 1920000 MKS. Als gevolg daarvan ziet men ongeveer 10 minuten, nadat belicht is geworden, een versnelling van den groei optreden, die daarna overgaat in een groeivertraging; na ongeveer 20 minuten is de vroegere toestand van den groei in het donker weer teruggekeerd. Deze waarden gelden bij een belichting van $^1/_4$ MKS, maar de versnelling en vertraging zijn dan niet groot, alleen met moeite waar te nemen. Gebruikt men meer licht, dan treedt de reactie vroeger op en wordt veel sterker en beter te zien; het duurt dan ook veel langer, voordat de oorspronkelijke evenwichtstoestand weer teruggekeerd is, of, zooals men het ook wel uitdrukt, het licht werkt hier als *prikkel* en naarmate de prikkel sterker is, duurt het langer, voordat de de werking daarvan *uitgeklonken* is.

Bij 210 MKS is de groeiversnelling reeds na 3 minuten waarneembaar en het duurt 30 minuten, voordat alles uitgeklonken is. Neemt men nog grootere hoeveelheden licht, dan krijgt men een geringere reactie, die ook iets later optreedt, maar het verschijnsel

blijft veel langer voortduren; bij de maximum hoeveelheid licht, die gebruikt werd, namelijk 1920000 MKS begon de reactie 6 minuten na den aanvang van de prikkeling en pas na 1 uur was het geheele verschijnsel verdwenen. In fig. 182 vindt men een kromme afgebeeld, die weergeeft, hetgeen hier voor 210 MKS in woorden is gezegd. Op de abscissen zijn de tijden afgezet; met een pijl is aangegeven het oogenblik, waarop het licht werd toegediend; de ordinaten, waarvan de toppen door een kromme verbonden werden, zijn een maat voor de groeiversnelling resp. groeivertraging (onder de stippellijn).

Iets dergelijks is nu voor de kiemplantjes van de zonnebloem

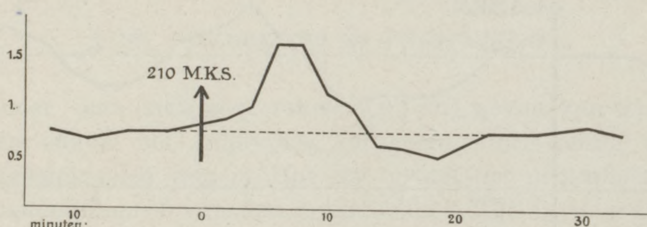


Fig. 182. Grafische voorstelling van den groei van een sporangiëndrager van Phycomyces nitens, die van vier kanten belicht is geworden met 210 MKS en waar dientengevolge een versnelling van den groei, gevolgd door een vertraging, is opgetreden, zooals uit het verloop van de zwarte lijn duidelijk blijkt. Op de X-as zijn de tijden aangegeven; de pijl geeft het oogenblik aan, waarop het licht werd toegediend. De kromme is geconstrueerd volgens cijfers van Blaauw.

en van de haver nagegaan; daarbij werd dan meer in het bizonder de groei van de hypocotyle as, resp. van de coleoptile onderzocht. Hier blijkt het licht een reactie teweeg te brengen, die juist omgekeerd verloopt: eerst komt er een groeivertraging en daarna een vermeerdering van den groei. Ook hier is het verschijnsel weer afhankelijk van de hoeveelheid licht, die op de plantjes valt; alleen is er veel meer tijd noodig voor het uitklinken van de lichtwerking. Ter vergelijking is ook voor de haver een kromme geteekend in fig. 183; een nadere verklaring in den tekst zal wel overbodig zijn.

Het is na het voorgaande wel te begrijpen, dat het noodig is de oude meening, dat het licht vertragend op den lengtegroei zou inwerken, met eenig voorbehoud te aanvaarden. Men is tot die meening eigenlijk gekomen, door hetgeen bij het etiolement

wordt waargenomen; maar toegegeven kan worden, dat er inderdaad bij doorbelichting in vele gevallen van een vertraging van den lentegroei van stengels in het licht sprake kan zijn. Toch volgt daaruit nog niet altijd de opvatting van SACHS omtrent de dagelijksche periode van den groei, die gedurende en vooral tegen het einde van den nacht het grootste zou zijn, om een minimum te bereiken tegen het einde van den dag. Iets dergelijks is inderdaad nu en dan waar te nemen; men bedenke echter, dat er een groot aantal factoren zijn, die op den lengtegroei hun werking uitoefenen, b.v. ook temperatuur en vochtig-

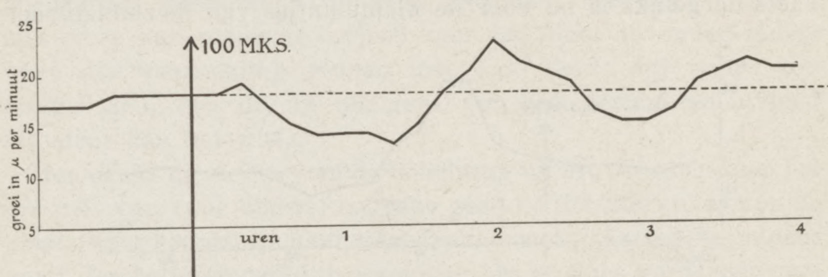


Fig. 183. Grafische voorstelling van den groei van een kiemplantje van Avena sativa, dat van drie kanten belicht werd met 100 MKS en dat dientengevolge een verandering van den groei vertoonde, die door de zwarte lijn is aangegeven. Op de X-as vindt men de tijden; de ordinaten geven den groei in μ per minuut. De pijl duidt het oogenblik aan, waarop licht werd toegediend. Volgens KONINGSBERGER.

heidstoestand, welke factoren overdag en 's nachts volstrekt niet gelijk zijn. Zoo kan de periode van den groei zelfs geheel omdraaien, wanneer de omstandigheden gunstig daarvoor zijn.

Men heeft ook het witte licht in verschillende stralen gesplitst en trachten na te gaan, hoe de invloed van licht van verschillende golflengte op den lengtegroei is. Het is daarij gebleken, dat in het algemeen de stralen met kleine golflengten het werkzaamst zijn, dus de blauwe en violette stralen van het spectrum. Men is dan ook reeds zoo ver gegaan, te meenen, dat het roode licht in het geheel geen invloed zou uitoefenen; men zou dus zijn proeven zonder gevaar kunnen uitvoeren in een fotografische donkere kamer met rood licht. Intusschen is wel gebleken, dat men ook hiermede voorzichtig moet zijn, dat rood licht wel is waar minder uitwerking heeft dan licht met kleinere golflengte, maar dat het toch niet volstrekt onwerkzaam is, zoodat men

zijn proeven zoodanig zal moeten inrichten, dat het resultaat van de werking van het licht op den groei beoordeeld moet worden, terwijl de plantjes in het donker staan. Men zal dus een registreermethode moeten bezigen, die in het duister werkt; de bovengenoemde auxanometer van KONINGSBERGER voldoet aan dien eisch.

Wanneer men alleen zeer in het algemeen de werking van verschillende deelen van het spectrum wil vergelijken, kan men gebruik maken van zoogenaamde klokken van SENEBIER, dat zijn klokken met dubbelen wand, waartusschen de een of andere gekleurde vloeistof is gebracht, die bepaalde deelen van het witte licht absorbeert.

§ 30. CELDEELING EN CELSTREKKING.

Wanneer men zich eens rekenschap wil geven van den groei van één enkele cel, blijkt het, hoe gering onze kennis van die groeiverschijnselen nog is. Hoe b.v. groeit het protoplasma van een plasmodium of van een myxamoebe? Het antwoord op die vraag moet eenvoudig luiden, dat wij er niets van weten; dat wij alleen in die gevallen, waar een celwand aanwezig is, ons eenige voorstelling kunnen maken omtrent den groei van dien celwand.

Somtijds kan men iets van dien celwandgroei onder het mikroskoop waarnemen, b.v. bij den groei van schimmeldraden, of van wortelharen of stuifmeelbuizen; men kan daar zien, dat het alleen de uiterste top is, die zich verlengt, terwijl het verdere deel van den wand spoedig volwassen is en geen verlenging meer kan ondergaan. Daartegenover zijn er andere gevallen van celwandgroei bekend geworden, waar deelen van den celwand groeien, die liggen tusschen reeds volwassen deelen in; men spreekt dan van *intercalairen groei*. Bij sommige wieren is die zeer goed waar te nemen, o.a. bij het geslacht *Oedogonium*; verdere bizonderheden kunnen hier achterwege blijven.

Cellen groeien trouwens niet altijd gelijkmatig uit naar alle richtingen; het opvallendste is dit verschijnsel waar te nemen bij het ontstaan van wortelharen, waarbij de celwand blijkbaar op één enkele plek van de epidermiscel zóó week wordt, dat zij gemakkelijk uitgerekt kan worden; maar het is algemeen te vinden daar, waar een volwassen cel in vorm eenigszins afwijkt van de cel in jongen toestand. Er moet dan een verschil in rek-

baarheid van de verschillende deelen van den celwand bestaan hebben en men meent, dat dit toegeschreven zal moeten worden aan de afscheiding van enzymen, die oplossend op den celwand inwerken. Deze zouden dan lokaal of langs den geheelen wand worden afgescheiden en, doordat zij den celwand weeker maken, ten gevolge hebben, dat groei mogelijk zou worden.

Intusschen moet wel bedacht worden, dat deze opvatting berust op de voorstelling, dat bij celwandgroei steeds een osmotische druk op dien wand werkt en dat de groei plaats heeft door *intussusceptie.*

Wat het eerste betreft, kan opgemerkt worden, dat dit zeker niet altijd zoo is. O.a. niet bij zwermsporen, die als naakte protoplasten zich vrij bewogen hebben en die nu, nadat zij zich vastgezet hebben, omgeven worden door een celwand; hetzelfde geldt ook voor eicellen, die na bevruchting door een celwand omgeven worden. Er wordt dan gedacht aan een verandering van de buitenste laag van het protoplasma in celwand. Hetzelfde heeft men trouwens ook kunstmatig kunnen bereiken, wanneer men een cel plasmolyseerde en nu hierna een nieuwe celwand werd gevormd.

Het is verder een oude strijdvraag, of de celwanden groeien door *appositie* dan wel door *intussusceptie.* Die strijd is thans wel zoodanig opgelost, dat aangenomen mag worden, dat beide vormen van celwandgroei kunnen voorkomen. Zoo heeft NOLL bij het vroeger reeds besproken wier *Caulerpa prolifera* den celwand kunnen kleuren met Berlijnsch blauw; wanneer dan daarna groei plaats had, zag hij, dat de nieuwe deelen van den celwand kleurloos waren en tegen de bestaande afgezet werden. De oude lagen worden vervolgens uitgerekt en barsten ten slotte, zoodat hier dus appositiegroei wordt aangetroffen.

Bij wortelharen is het aan ZACHARIAS gelukt, congorood in de membraan te krijgen en toen deze verder groeide, zag hij, dat de kleur langzamerhand in intensiteit verminderde bij die deelen van den wand, die zich in een stadium van groei bevonden, zoodat aangenomen moest worden, dat hier nieuwe deeltjes tusschen de bestaande werden afgezet, dus intussusceptie.

Er zijn trouwens bij den groei van stuifmeelkorrels en van sommige sporen waarnemingen gedaan, die er op wijzen, dat de groei van den celwand ten deele geschiedt door het aanleggen van nieuwe deeltjes tegen de bestaande aan, tendeele door de afzetting van nieuwe deelen tusschen de bestaande in.

Bij toename in grootte van een geheel plantendeel heeft men meestal niet in de eerste plaats te maken met een verschijnsel van celdeeling. Denken wij ons maar eens, hoe in een meristeem de vorming van nieuwe cellen plaats heeft. Elke meristeemcel kan zich deelen; op het oogenblik, waarop de deelwand ontstaat, vindt geen celvergrooting plaats. Van de beide nieuwe cellen zal de eene weer meristeemcel zijn en dus hoogstens zoover groeien, totdat zij de grootte van de vroegere meristeemcel bereikt heeft, d.w.z. dat het volume van het geheele deel op die wijze tot de dubbele grootte kan aangroeien.

De andere cel, die door deeling uit de meristeemcel ontstaan is, wordt ten slotte volwassen; hierbij is het onverschillig, of aan dat volwassen worden nog celdeelingen voorafgaan, daar dan in plaats van een enkele cel een aantal volwassen cellen ontstaan. Dit proces van het grooter worden der cellen bestempelt men met den naam van *celstrekking*.

De celstrekking berust, zooals vroeger reeds uitvoerig betoogd werd, op het toenemen in grootte van de vacuole en het celvocht, terwijl daarentegen het protoplasma, wat zijn hoeveelheid betreft, ongeveer onveranderd blijft. M.a.w. voor die celstrekking is vooreerst de toevoer van een groote hoeveelheid water noodig, natuurlijk met een zekere hoeveelheid stoffen, die in het celvocht opgelost zullen voorkomen, en van stoffen, voor den groei van den celwand benoodigd.

De plant gaat dus zeer spaarzaam te werk, vooral wanneer men dit vergelijkt met de wijze, waarop dieren groeien. Daar vindt men vermenigvuldiging van cellen en vergrooting van de gevormde bovenal door vermeerdering van de hoeveelheid protoplasma. Daar is dus toevoer van zeer veel organische stof noodig; ten behoeve van de celstrekking bij de plant daarentegen toevoer van zeer weinig organische stof, maar van veel water.

Het is te begrijpen, dat de definitieve lengte, die een cel bereikt, dus den invloed ondervindt van de hoeveelheid beschikbaar water; men kan dit o.a. aantoonen, door potproeven met planten, waar de hoeveelheid water, die voor het begieten gebezigd wordt, verschillend genomen wordt en waar men zoo de sterkte van den groei min of meer regelen kan.

Beter nog kan men dit zien, wanneer men planten laat groeien in oplossingen, die ten opzichte van water een verschillenden

osmotischen druk bezitten, zooals in de volgende proef. Men heeft de verlenging in 24 uur gemeten van de wortels van kiemplantjes van mais, die in oplossingen van KNO_3 hadden gestaan en daarbij werden de volgende cijfers verkregen:

in 0,5 %	salpeter	groei	22	mm.
„ 1,0 %	„	„	16,5	„
„ 1,5 %	„	„	11,5	„
„ 2,0 %	„	„	7,0	„

Maar op den duur adapteeren zulke planten zich ten slotte aan die hoogere concentraties, door zelf ook een grootere hoeveelheid osmotisch werkzame stoffen te gaan vormen. Dat verklaart het eigenaardige verschijnsel, dat men zelfs in geconcentreerde suikeroplossingen nog schimmels kan aantreffen, die daarin groeien.

Uit het voorgaande blijkt, dat men dus in staat is, invloed uit te oefenen op het proces van de celstrekking, en het ligt voor de hand te vragen, of men door wisseling van de uitwendige omstandigheden ook de celdeeling kan beïnvloeden.

Slechts in zeer weinige gevallen is het mogelijk geweest, invloed uit te oefenen op de plaats, waar een celwand gevormd wordt. Zoo is het gebleken, dat bij de kieming van de spore van de gewone paardestaart, *Equisetum arvense*, de eerste wand loodrecht op de richting van het invallende licht ontstaat, terwijl bij de kieming van de spore van het gewone levermos, *Marchantia polymorpha*, de zwaartekracht op soortgelijke wijze werkt.

Maar ook drukking en rekking kunnen invloed hebben; dat is het beste gebleken bij het ontstaan van wondkurk bij aardappels. Maakt men bij een aardappel een wond, dan ontstaan evenwijdig aan de wondvlakte celwanden, waardoor een wondphellogeen gevormd wordt. Maar wanneer men een stukje uit een aardappel uitsnijdt en dit aan rekking onderwerpt, ontstaan de nieuwe wanden loodrecht op de richting van de rekking, dus dan loodrecht op de wondvlakte. Ook bij wortels heeft men iets soortgelijks met minder duidelijkheid kunnen waarnemen.

Bij de bespreking der morphologie hebben wij gezien, dat de lengte der leden van een jaarloot niet steeds even groot is, maar dat men daarin een zekere periodiciteit kan onderkennen. Een nauwkeurig onderzoek heeft nu geleerd, dat de definitieve lengte

van die leden toe te schrijven is aan het aantal cellen, waaruit zij bestaan; het is dus een verschijnsel van celdeeling.

Anders is het gesteld met de verdeeling van den groei over een zich ontwikkelend deel, waarover thans nog het en en ander

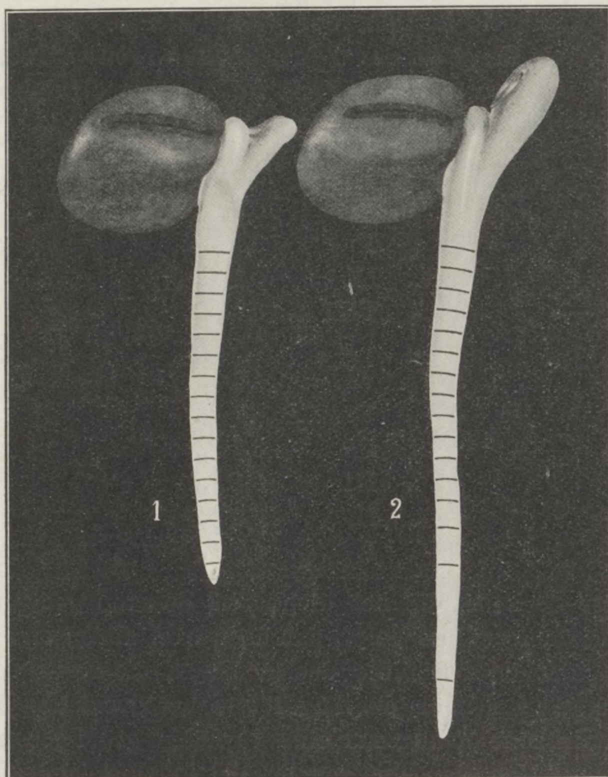


Fig. 184. Kiemplant van de tuinboon. Links de wortel, voorzien van strepen met O. I. inkt, op onderling gelijke afstanden aangebracht. Rechts dezelfde wortel 24 uur later, waardoor de verdeeling van den lengtegroei over den wortel zichtbaar wordt. Volgens Erréra en Laurent.

gezegd kan worden; daarbij zal blijken, dat dit een verschijnsel is van celstrekking.

Wanneer men op een wortel met O. I. inkt merken op afstanden van 1 mm. van elkaar aanbrengt en de nummering van deze merken begint bij den top, dan kan men, nadat deze wortel eenigen tijd is gegroeid, den afstand van die merken meten en zoodoende

een indruk krijgen van de verdeeling van den groei over den wortel en van de totale lengte van het groeiende deel. Wij zullen nu alle moeilijkheden, die aan deze proef verbonden zijn, buiten beschouwing laten, om ons te beperken tot een bespreking van het resultaat; men vergelijke hiermee ook de fig. 184, waar zulk een proef afgebeeld is. Daarvoor geef ik hier de cijfers, die jaren geleden in een dergelijk geval door Sachs waren verkregen voor den groei van wortels van *Vicia Faba*, gewone tuinboonen, in 24 uur. De groei der opvolgende zones bedroeg:

zone	XII	0,0 mm.
„	XI	0,0 „
„	X	0,1 „
„	IX	0,2 „
„	VIII	0,3 „
„	VII	0,5 „
„	VI	1,3 „
„	V	1,6 „
„	IV	3,5 „
„	III	*8,2* „
„	II	5,8 „
„	I	1,0 „

I is hier de zone, die het dichtst bij den top gelegen is. Uit de bovenstaande cijfers volgt, dat de wortel alleen aan zijn top groeit en dat de basis die deelen bevat, die reeds volwassen zijn. Vraagt men naar de lengte van het groeiende deel, dan blijkt, dat in zone X nog een uiterst geringe groei geconstateerd kon worden. Men kan dus zeggen, dat het groeiende deel hier langer was dan 9 mm. en korter dan 10 mm.

Verder blijkt, dat de groei niet in alle zones even sterk is geweest, maar dat die van den top af eerst toeneemt, om daarna weer af te nemen. Ook hier weer kan men zich afvragen, welke zone zich het sterkst verlengd heeft en men ziet, dat dit zone III was, die oorspronkelijk op een afstand van 2—3 mm. van den top af lag. Daaruit volgt echter nog niet, dat de sterkste groei inderdaad op dien afstand van den top wordt aangetroffen. Immers, wanneer men lange tijden van waarneming kiest, zal de zone van den sterksten groei meer en meer naar den top toe verschuiven, ten minste dat zal zoo lijken. Wanneer de groei

immers in de volgende 24 uur precies zoo was verder gegaan, zou er weer een verlenging hebben plaats gehad van 21 mm., maar die zou dan in de uiterste 10 mm. zijn opgetreden, d.w.z. bijna alleen in zone I en II. Had men dus met de waarneming gewacht, tot 48 uur waren verloopen, dan zou men gemeend hebben de plaats van den sterksten groei te vinden in zone I of II.

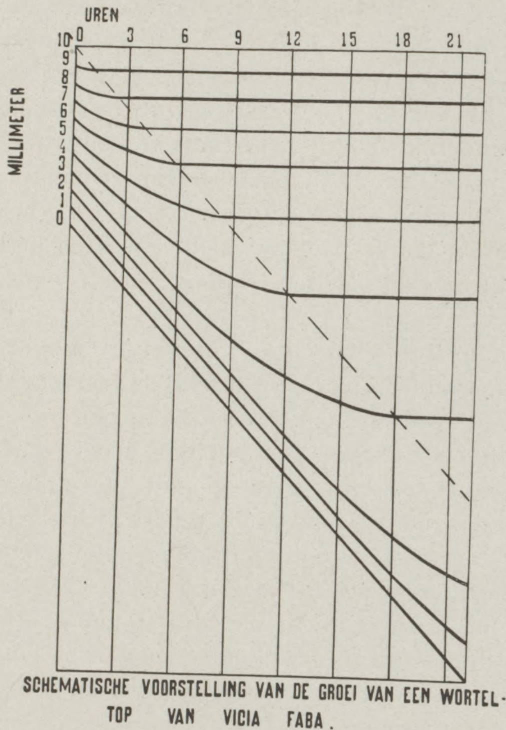


Fig. 185. Schema van den lengtegroei van een wortel. De verticale lijn links stelt een wortel voor, waarop zones van 1 mm. lengte zijn aangeteekend, de rechtsche lijn stelt diezelfde wortel 22 uur later voor (de tusschenliggende verticalen stellen tusschenstadiën voor). Alle zones zijn gegroeid, maar de derde van den top af het meeste. De zwarte strepen, die de einden der zones verbinden, geven de plaatsen aan, waar deze zich in de opvolgende uren bevonden; de stippellijn geeft de grens van het volwassen deel weer. Volgens N. J. C. Müller.

Men zal dus moeten trachten waar te nemen in zeer korte tijden; maar het behoeft geen betoog, dat dit al spoedig onmogelijk wordt gemaakt door den geringen groei, waardoor metingen onuitvoerbaar worden. Het eenige wat dus gezegd kan worden, is, dat de zone van den sterksten groei op eenigen afstand van den worteltop gelegen is en wel vrij dicht bij dat stuk van den wortel, dat niet meer groeit. Grafisch kan men zich de zaak voorstellen op de wijze van fig. 185, waar links aangegeven zijn de zones van den wortel op het oogenblik, waarop de merken aangebracht werden, rechts het eindresultaat. De plaatsen, die de eindpunten van de zones achtereenvolgens innemen, zijn verbonden door lijnen, die natuurlijk, in verband met hetgeen reeds gezegd werd, min of meer theoretisch geconstrueerd zijn. De plek, waar het volwassen

weefsel begint, is aangegeven door een gestippelde lijn; alles, wat daarboven ligt, is volwassen.

De zone van den maximalen groei ligt des te verder van den top verwijderd, naarmate de wortel sneller groeit. Dit blijkt het beste bij vergelijking van een hecht- en een voedingswortel van dezelfde plant. Zoo werd gevonden bij een voedingswortel van *Philodendron melanochrysum* voor de lengte van de groeiende zone 20 mm., bij een hechtwortel van dezelfde plant 11 mm. De totale groei bedroeg in 24 uur in het eerste geval 22, in het tweede 7,7 mm., terwijl eindelijk voor den afstand van de zone van den maximalen groei van den top (onder het boven gemaakte voorbehoud) werd gevonden resp. 8,5 en 6,5 mm.

Zijwortels ontstaan pas aan zulke deelen van den wortel, die hun volledige lengte bereikt hebben; het verschijnsel werd vroeger reeds vermeld.

De hier genoemde eigenaardige verdeeling van den groei over een wortel is te begrijpen, wanneer men denkt aan hetgeen over celdeeling en celstrekking werd gezegd. Immers aan den worteltop is celdeeling te vinden, dus een zeer geringe groei; dan begint langzamerhand de celstrekking en zoodoende neemt de lengtegroei allengs toe, naarmate men zich verder van het vegetatiepunt verwijdert; ten slotte vermindert de groei natuurlijk weer, wanneer de cellen ongeveer volwassen zijn.

Wanneer deze verklaring juist is, moet men bij stengels iets dergelijks waarnemen en dat is ook inderdaad het geval, zij het ook, dat er hier complicaties optreden. Men kan namelijk bij stengels onderscheid maken tusschen zulke met onduidelijke en zulke met zeer duidelijke leden.

Wanneer wij eerst stengels beschouwen met onduidelijke knoopen, zooals het vlas, of de asperge of de gingko, dan ziet men hier een verloop van den groei geheel overeenstemmend met dat van wortels; er is echter één onderscheid, dat de lengte van de groeiende zone veel grooter is en dat in verband daarmee ook de zone van den maximalen groei verder van den top af gelegen is. Als voorbeeld wil ik hier ook weer waarnemingen geven, door SACHS gedaan bij stengels van boonen, *Phaseolus*, die in zones van 3,5 mm. verdeeld waren. De groei van elke zone is opgegeven in den tijd van 40 uur.

Topzone	I	groei	2,0	mm.
zone	II	„	2,5	„
„	III	„	4,5	„
„	IV	„	*6,5*	„
„	V	„	5,5	„
„	VI	„	3,0	„
„	VII	„	1,8	„
„	VIII	„	1,0	„
„	IX	„	1,0	„
„	X	„	0,5	„
„	XI	„	0,5	„
„	XII	„	0,5	„
„	XIII	„	0,0	„

De geheele groeiende zone was dus ongeveer 40 mm. lang en de totale groei bedroeg in die 40 uur ongeveer 20 mm., terwijl gevonden werd, dat de zone van den maximalen groei na dien tijd lag in de 4de zone van den top af, dus op 12—14 mm. van den top verwijderd.

Daartegenover staan nu de planten, waar de knoopen geheel of bijna geheel om den stengel heen loopen, zoodat de leden sterk geïndividualiseerd zijn. Daar bezit elk afzonderlijk stengellid een groeimaximum, dat in het begin van den groei onder in het lid ligt en dat zich vervolgens naar het boveneinde verplaatst, terwijl de groei meer en meer afneemt. Verbindt men de toppen van al die afzonderlijke groeikrommen voor elk lid, dan ontstaat een lijn, zooals die bij de wortels en de stengels met onduidelijke leden wordt aangetroffen.

Als voorbeelden van dezen groei kunnen hier genoemd worden de stengels van de hop, van de *Dahlia* en vooral van de duizendknoop, in het bizonder van *Polygonum sacchalinense.* Op deze laatste plant heeft betrekking fig. 186, waar men duidelijk ziet, dat de groei in elken knoop telkens 0 is, om van daaruit te stijgen naar een maximum, dat in de basis van het lid gelegen is; alleen bij de oudere leden is dit maximum meer naar boven verschoven.

Een scherp onderscheid is echter tusschen deze twee groepen van stengels niet aan te geven, daar men er tal van overgangen tusschen kan aantreffen. Evenmin zijn scherp gescheiden de stengels met *intercalairen* groei. Hier zijn de stengelleden geïndividualiseerd en in het eerst ziet het er uit, alsof de groei

plaats heeft zooals bij *Polygonum sacchalinense*. Maar al spoedig blijkt, dat de maximale groei in elk stengellid zich niet verplaatst, maar onderin blijft, terwijl het overige deel van het lid niet meer groeit. Dan ligt er dus groeiend weefsel tusschen reeds volwassen weefsel in. Men vindt dit verschijnsel b.v. bij de stengels van *Tradescantia* en bij de paardestaarten (*Equisetum*).

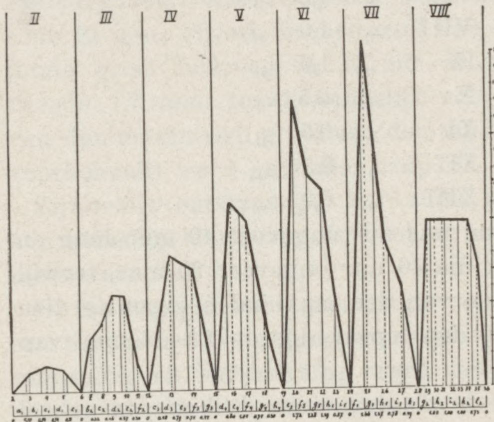


Fig. 186. Schematische voorstelling van den groei van een stengel van Polygonum sacchalinense. Op de X-as zijn de zones van den stengel afgezet, de opvolgende leden door een verticale lijn van elkaar gescheiden; lid VIII ligt het dichtst bij den top. De knoopen zijn door omrekening op gelijken afstand van elkaar geplaatst; elk lid is in 5 gelijke zones gedeeld. De groeisnelheid is als ordinaat op de gestippelde lijn afgezet. Volgens VAN BURKOM.

In al de tot nu toe genoemde gevallen (afgezien van den intercalairen groei) vindt men steeds den sterksten groei in de nabijheid van den top en naarmate men zich van dien top verwijdert, nadert men meer het volwassen weefsel. Men noemt dit in het algemeen *apicalen* groei. Hiertegenover komt de *basale* groei zeer weinig voor. Het bekendst is deze bij de bladen van sommige *Monocotylen*, die als het ware naar buiten worden geschoven en die aan hun basis nog verder groeien, terwijl zij aan hun top reeds afsterven; iedereen heeft dit verschijnsel wel eens waargenomen bij de bladen van bolgewassen. Zeer bekend is het ook bij *Welwitschia mirabilis* van Angra Pequena, een eigenaardige plant, die vroeger reeds genoemd werd en die, tot de *Gnetales* behoorende, zich kenmerkt door het bezit van slechts twee bladen, die op den bodem liggen en die zeer lang kunnen worden; zij groeien allengs aan hun basis verder, terwijl de top geheel en al afsterft.

Overigens zijn bij bladen weinig groeimetingen verricht; het gaat daar ook veel moeilijker dan bij wortels en stengels, tenzij men te maken heeft met de juist genoemde langgerekte bladen, die ook weer speciaal in een bepaalde richting groeien.

§ 31. Diktegroei en periodiciteit.

Toen wij onder de morphologie over den secundairen diktegroei spraken, zijn eigenlijk wel alle hoofdzaken daarvan behandeld. Het is te begrijpen, dat men hier met metingen niet zoo heel veel kan uitrichten. Men heeft wel meetinstrumenten geconstrueerd, die vooral door houtvesters gebruikt worden, om zich een denkbeeld te vormen van de toename in omvang van een stam, maar het behoeft wel geen betoog, dat dit proces zoo langzaam gaat, dat er weinig mee te experimenteeren valt.

Toch is uit waarnemingen aan omgehakte boomen wel het een en ander afgeleid en daaronder, dat de dikte der jaarringen in sterke mate den invloed ondervindt van de voeding. Heeft men met een gunstig jaar te doen, dan ontstaat een breede jaarring en omgekeerd bij een ongunstig jaar. Ook is het zeer merkbaar, dat de hoeveelheid bladen, die aan een boom zitten, van invloed is op de jaarringen en wel zelfs zoo, dat de breedte verschillend zal zijn, wanneer de kroon niet regelmatig ontwikkeld is. Daar, waar de kroon zeer krachtig is, veel bladen draagt, ontstaat ook een breed deel van den jaarring, terwijl deze heel smal is onder dat deel van de kroon, dat weinig bladen draagt.

Zooals vroeger reeds gezegd werd, hangt bij ons de aanvang van de cambiumwerkzaamheid in het voorjaar samen met de ontplooiing der bladen, zoodat een tweede uitloopen der knoppen er toe voeren kan, dat een tweede maal in een jaar voorjaarshout wordt aangelegd. Wanneer men dus vraagt naar de oorzaak van de periodische werkzaamheid van het cambium, dan wordt die vraag verplaatst naar die naar de reden van het periodiek uitloopen der knoppen van onze boomen.

Men zou geneigd kunnen zijn, dit periodisch uitloopen van de knoppen van onze boomen toe te schrijven aan het voorjaar; maar zoo eenvoudig is de zaak toch zeker niet. Vooreerst ligt de rustperiode van tal van planten nu juist niet in den winter. Vroeger werden als voorbeeld reeds genoemd *Orchis latifolia* en andere inlandsche *Orchideae*, wier rustperiode juist in den zomer valt en die zich in den herfst en winter langzaam verder ontwikkelen.

Maar men zou zelfs onze boomen als voorbeeld kunnen nemen. Immers, dikwijls ziet men, dat in den voorzomer nogmaals knoppen uitloopen en dat er dan bladen en bloemen worden voort-

gebracht; maar dat zijn dan knoppen, die onder normale omstandigheden nu een tijd van rust zouden moeten doormaken, om in het volgende voorjaar pas weer uit te loopen.

De vraag is natuurlijk, of, hetgeen hier rust lijkt, inderdaad met dit woord moet worden bestempeld. Het is wel zeker, dat de knoppen, die er zoo bewegingloos uitzien, toch allerlei veranderingen ondergaan. Dat is vooral hieruit af te leiden, dat zulke knoppen, in een warme omgeving gebracht, in de maand Februari gaan uitloopen, terwijl zij dit niet doen, wanneer men deze zelfde bewerking toepast in November. Er moet dus een inwendige verandering gedurende den winter hebben plaats gegrepen, die maakt, dat de knoppen in het vroege voorjaar bij een gunstige constellatie van uitwendige omstandigheden gaan uitloopen.

De tuinbouw maakt van deze eigenschap gebruik bij het *trekken* van tal van gewassen, waardoor het mogelijk wordt, bloemen ter markt te brengen in tijden, waarop de planten in de vrije natuur nog volstrekt niet bloeien Maar juist die tuinbouw is verder gegaan; men wil trachten aan vergaande verlangens van het publiek te voldoen, door midden in den winter tal van bloeiende planten te leveren, en men heeft zich dus ook afgevraagd, of er geen middelen zouden zijn, om die schijnbare rustperiode van de planten te verkorten.

Zulke middelen zijn gevonden en ik noem daarvan o.a. de aetherbehandeling, die bij seringen wordt toegepast. Men brengt deze in een ruimte, die met aetherdamp gevuld is, en houdt ze daar 24 uur in. Dan wordt de rustperiode zeer verkort. Of wel, men kan gebruik maken van de onderdompeling in een warmwaterbad en zoo zijn er nog wel meer middelen aangegeven. Wat er dan precies met die knoppen geschiedt, is niet bekend; het blijkt alleen, dat men hier dus te doen heeft met een periodiciteit, die niet inhaerent is aan de plant, maar die door uitwendige omstandigheden gewijzigd kan worden.

Het is op soortgelijke wijze gelukt, vrij wel al onze boomen in den winter tot bladontplooiing te brengen, ten slotte zelfs den boom, die het langste weerstand bood aan alle proeven, de beuk. Klebs heeft, door takken aan continu licht bloot te stellen, beukeknoppen tot ontplooiing-weten te brengen in December en Januari.

Wanneer men planten uit ons klimaat overbrengt naar een ander, dat veel gelijkmatiger is, dan raken zij gestoord in hun

periodiciteit. Zoo is het b.v. in de bergen van West-Java, waar het klimaat het geheele jaar door vrij gelijkmatig en waar de temperatuur ook niet te hoog is. Die boomen laten daar telkens bladen vallen en ontplooien ook telkens knoppen. Maar het is natuurlijk de vraag, of deze verandering alleen moet toegeschreven worden aan het gelijkmatige klimaat en of niet de hooge vochtigheidsgraad van de atmosfeer hierbij een belangrijke rol speelt.

Vraagt men naar periodiciteit in de tropen, dan vindt men die eveneens en dikwijls zeer opvallend. Vroeger werd reeds genoemd de djatiboom, die zijn bladen op Java in den drogen Oost-moesson laat vallen en die bij het begin van den vochtigen West-moesson zijn knoppen tot ontluiken brengt.

Maar andere planten doen anders. Zoo ziet men, dat de mangga (*Mangifera indica*) bladen ontplooit en bloeien gaat tegen het einde van den West-moesson of het begin van den drogen tijd, dat de flamboyant (*Poinciana regia*) in den drogen tijd geheel kaal staat en dan zijn bloemen tot ontplooiïng brengt, en zoo zouden nog een aantal andere voorbeelden gegeven kunnen worden.

Men bedenke daarbij, dat het klimaat in de tropen ook volstrekt niet zoo gelijkmatig is, als men zich dat wel eens voorstelt; alleen zou men op den Evenaar misschien plekken kunnen vinden, die voor waarnemingen op dit gebied zeer gunstig gelegen zijn.

Tot de alleropvallendste verschijnselen van periodiciteit in de tropen behooren die gevallen, waar in één zelfde streek alle planten van een soort tegelijkertijd bloeien en het opvallendste wordt dit, wanneer die bloei maar één enkelen dag duurt, zooals dat bij de koffie het geval is.

Een nader onderzoek van deze verschijnselen heeft geleerd, dat hier vooreerst niet *alle* individuen van een soort bloeien, ook al schijnt dit bij een oppervlakkige beschouwing het geval te zijn. De waarnemingen bij een *Orchidee* van Insulinde, *Dendrobium crumenatum,* hebben daaromtrent eenig licht verspreid. Deze *Orchidee*, die slechts een enkelen dag bloeit en die dan witte welriekende bloemen ontplooit, welke b.v. te Buitenzorg overal op de boomen zijn waar te nemen (de plant leeft epiphytisch), wordt door de Hollanders in Indië met den naam „duifjes” bestempeld.

Het is nu gebleken, dat planten in verschillende streken van Indië niet op denzelfden dag hun bloemen ontplooien, en in de tweede plaats, dat planten uit verschillende streken afkomstig,

die alle te Buitenzorg gekweekt werden, daar het verschijnsel wel op denzelfden dag vertoonden.

Al deze waarnemingen hebben het wel waarschijnlijk gemaakt, dat men ook hier te doen heeft met den invloed van uitwendige omstandigheden. Het maakt den indruk, alsof de bloemknoppen voor hun ontwikkeling een vrij langen tijd noodig hebben, maar dat zij kort voor hun ontplooiïng niet verder komen, wanneer niet een bepaalde constellatie van uitwendige omstandigheden gerealiseerd is. Is die constellatie er, dan vindt in zeer korten tijd een ontplooiïng plaats en zoo is die gelijktijdige bloei te verklaren.

Uit al het bovenstaande volgt dus ook, dat een inwendige periodiciteit van den groei nergens met zekerheid geconstateerd is. Steeds kan men aantoonen, dat het zeer waarschijnlijk de uitwendige omstandigheden zijn, die den schijn verwekken, dat de plant een innerlijke periodiciteit zou bezitten. Ik moet hier echter aan toevoegen, dat er sommige onderzoekers zijn, die zich met deze wijze van voorstelling niet kunnen vereenigen.

§ 32. Bewegingsverschijnselen bij planten.

Toen men vroeger zocht naar een afdoend onderscheidingskenmerk tusschen planten en dieren, meende men dit o.a. gevonden te hebben in het bewegingsvermogen. Inderdaad, voor den oppervlakkigen waarnemer schijnt het, alsof de planten niet alleen aan een vaste plaats gebonden zijn, maar ook geen verdere bewegingen uitvoeren, terwijl daarentegen zelfs de vastzittende dieren, zoolang zij leven, duidelijk waarneembare bewegingen vertoonen.

Een nadere beschouwing leert spoedig, dat hier een zeer kunstmatig onderscheid gemaakt wordt. Vooreerst zijn er lagere planten of ten minste ontwikkelingstoestanden daarvan, die in staat zijn zelfstandige bewegingen uit te voeren, met behulp waarvan zij zich verplaatsen. Maar zelfs een aantal hoogere gewassen zijn niet aan een vaste plaats gebonden; ik denk hier aan planten met wortelstokken, die met behulp van hun rhizomen onder den grond voortkruipen en dan op allerlei nieuwe plaatsen boven den grond voor den dag komen. Intusschen is dit toch niets anders dan een verschijnsel van gewonen groei met afsterven van het tusschenliggende weefsel der wortelstokken en ik wil

bij deze besprekingen uitdrukkelijk buitensluiten, wat tot het gebied van den ongewijzigden groei behoort. Zoo zullen ook niet behandeld worden de bewegingen bij stofwisseling en stoftransport en die, welke alleen worden waargenomen aan doode deelen als gevolg van een ongelijke imbibitie aan de twee kanten van het deel; deze zijn trouwens vroeger reeds behandeld. Het spreekt wel van zelf, dat alle bewegingen, waarbij de plant passief is, hier ook buiten beschouwing zullen blijven.

Toen men sterk onder den indruk was van de beweginglooshei der plant, was toch minstens één uitzondering daarop bekend en dat was het kruidje-roer-mij-niet, *Mimosa pudica*, dat steeds weer als een soort wonder werd aangestaard. Langzamerhand bleek wel, dat dit volstrekt geen uitzondering is, maar alleen een plant, waar de bewegingen iets vlugger worden uitgevoerd dan bij andere gewassen. Men is er zoo langzamerhand toe gekomen aan de plant even goed als aan het dier bewegingsvermogen toe te schrijven; het verschil met de dieren is dan eenvoudig kwantitatief van aard. De starre celwanden der planten zijn aanleiding, dat de bewegingen in het algemeen langzaam worden uitgevoerd. Wie ooit in een bioskoop de ontplooiing van een knop van een plant in korten tijd voor zijn oogen heeft zien plaats hebben, is genezen van de opvatting, dat planten geen bewegingen zouden uitvoeren.

Wij zullen nu de bewegingen, die plaatsverandering bij lagere planten ten gevolge hebben, voorloopig buiten bespreking laten; evenzoo zullen ook de bewegingen van het protoplasma binnen de cel pas later besproken worden. Voorloopig houden wij ons dus alleen bezig met die bewegingen, die zich voordoen als krommingen van plantendeelen.

Deze krommingen kunnen op twee wijzen worden uitgevoerd. Daar, waar zoogenaamde gewrichten voorkomen, heeft men te maken met turgorveranderingen, die aan de twee kanten van het gewricht niet gelijk zijn en waaruit krommingen resulteeren. Zulke turgorveranderingen kunnen teruggaan en zoo kan de oorspronkelijke toestand weer intreden. Ditzelfde spel kan zich een aantal malen herhalen en daarom spreekt men hier wel van *variatiebewegingen* of van *allassotonische* bewegingen. Daartegenover ziet men, dat in de meeste gevallen de kromming tot stand komt door een gewijzigden groei van de twee kanten

van het deel. Òf de groei wordt aan de eene zijde versneld, òf aan den anderen kant vertraagd, òf beide verschijnselen kunnen voorkomen. Ook is het denkbaar, dat de groei aan de beide kanten van het deel in verschillende mate versneld of vertraagd is. Men zal natuurlijk door het aanbrengen van merken aan beide kanten een indruk kunnen krijgen van den groei; veel moeilijker zal het zijn een vergelijking uit te voeren met den normalen groei. In deze gevallen spreekt men van *groeibewegingen* of *auxotonische* bewegingen. Opgemerkt moet worden, dat er niet altijd een zoo scherp onderscheid te vinden is tusschen de twee vormen van beweging, die hier nu met verschillende namen worden aangeduid.

Bij de groeibeweging hebben wij steeds te doen met een verschijnsel van celstrekking, waarbij dus voorwaarde is de aanwezigheid van een zekeren turgor. Nu bestaat de mogelijkheid, dat hier het eerste, dat er plaats heeft, zou zijn een turgorverandering, die dan gevolgd zou worden door groei en die op die wijze dus gefixeerd zou worden. Er zijn werkelijk verschijnselen, die er op wijzen, dat zulk een turgorverandering bij de beweging het primaire is. Dan is alleen de vraag, wat daarbij verandert, de rekbaarheid van den celwand of de osmotische kracht van het celvocht. Men meent te moeten aannemen, dat de verandering zou plaats hebben in den celwand; o.a. is het noodig deze veronderstelling te maken bij ééncellige deelen, die zich gaan krommen.

In vele gevallen kan aangetoond worden, dat die krommingen optreden als gevolg van een aanleiding, die buiten de plant gelegen is; dan moet er dus in de omgeving van de plant iets veranderen, een of andere uitwendige kracht moet als *prikkel* werken. Men heeft dan te maken met *prikkelbewegingen*, waartegenover zouden staan de *autonome bewegingen*, die aan inwendige oorzaken zouden zijn toe te schrijven. Of er werkelijk zulke autonome bewegingen bestaan, zullen wij later nog bespreken, wanneer wij enkele dus genaamde iets meer in bizonderheden behandelen.

Het zal noodig zijn, hier nog iets over dat begrip prikkel te zeggen. Dit woord en het denkbeeld zijn afkomstig uit de dierlijke physiologie, of nog beter gezegd uit de menschelijke physiologie. Men is die begrippen eerst gaan overbrengen op bewegingen

van het kruidje-roer-mij-niet en daarna ook op de andere bewegingsverschijnselen.

Vraagt men nu echter, wat er onder een prikkel verstaan wordt, dan is een definitie uiterst moeilijk te geven. De voorstelling, die men het meest verdedigd vindt, is deze, dat een prikkel werkt op de wijze, die de Duitschers „auslösend” noemen, dus de een of andere reactie „vrijmakend”, waarvoor het arbeidsvermogen niet door den prikkel geleverd wordt. Men vergelijkt het dan met een machine, b.v. een slingeruurwerk, waar de gewichten opgetrokken zijn, maar dat niet gaat loopen, zoolang niet door een zeer klein stootje de slinger in beweging is gebracht. Daar leveren de opgetrokken gewichten de energie, zoodat er dan ook niets gebeurt, wanneer deze zoo laag mogelijk hangen, ook al stoot men nog zoo hard tegen den slinger. Er bestaat dus ook geen evenredigheid tusschen de grootte van den stoot en de grootte van het effect.

Datzelfde nu wordt beweerd voor de prikkels bij levende wezens. Men zegt, dat de levende substantie zich in een soort van *metastabiel evenwicht* bevindt en dat er een prikkel noodig is, om dat evenwicht te verbreken en het in een stabieleren toestand over te voeren. Opgemerkt moet worden, dat dit alles theorie is en dat het nog nooit gelukt is, die opvatting zelfs maar waarschijnlijk te maken. Wij zullen spoedig zien, dat het in enkele gevallen mogelijk is geweest, het prikkelbegrip nader te ontleden en dat men het dan voor de verklaring niet noodig heeft, zoodat het wel zaak wordt, zeer voorzichtig met dit woord om te gaan en op te passen, dat men het niet gaat gebruiken in al die gevallen, „wo Begriffe fehlen”.

Er is van den kant der dierlijke physiologen ook wel eens als kenmerkend voor een prikkelwerking aangegeven, dat daarvoor de wet van Weber zou moeten gelden; wij komen daar nader op terug bij de bespreking van de bewegingen der organismen, die zich vrij verplaatsen kunnen. In dit oogenblik wil ik alleen voorloopig opmerken, dat nog in geen enkel geval de geldigheid van die wet bij planten met zekerheid is geconstateerd.

Toen men eenmaal zoo ver was, dat men overeenkomst tusschen dierlijke en plantaardige prikkels aannam, werden tal van termen uit de dierlijke physiologie bij de planten ingevoerd. Men heeft daarmee dikwijls niet zeer heldere voorstellingen in de botanische

wetenschap geïntroduceerd en wij zullen nog zien, dat zij bij de best bekende bewegingsverschijnselen gemist kunnen worden; maar toch is het noodig er iets van te zeggen.

Vooreerst wordt dan onderscheiden tusschen de opname of *perceptie* van den prikkel en de uitwerking, die zichtbaar wordt en die men met den naam *reactie* bestempelt. Perceptie en reactie behoeven niet ter zelfder tijd plaats te hebben en ook niet in hetzelfde deel te geschieden. Daartusschen liggen dan een aantal veranderingen, die wij niet kennen, maar die wij samen als deelen van de *prikkelketen* bestempelen. Men stelt zich voor, dat de perceptie een verandering in het protoplasma teweeg brengt, die men bestempelt met den naam *excitatie*, en een verder theoretisch begrip is, dat die excitatie een zekere grootte moet bereiken, wil er een reactie optreden, of m. a. w. de prikkel moet een zekeren *drempel* of een *minimum perceptibile* overschrijden, om tot een reactie te voeren. Nadat de prikkel heeft opgehouden te werken, zou die excitatie langzamerhand verdwijnen, of zooals men het noemt, zij zou *uitklinken*, en dan zou de rusttoestand weer teruggekeerd zijn.

De mate, waarin een prikkel gepercipieerd wordt, is afhankelijk van den toestand van het percipieerende deel, dien men met den term *stemming* of ook wel als *tonus* aanduidt. Zoo zal b.v. een deel, dat reeds geprikkeld is, in het algemeen minder gevoelig zijn voor de inwerking van een nieuwen prikkel, dan wanneer de vorige excitatie geheel uitgeklonken is.

Ik heb opzettelijk dit geheele theoretische gebouw hier vooraf laten gaan, om bij de bespreking der verschillende bewegingen vrij te zijn, daarvan nu en dan gebruik te maken, en vooral om dan te wijzen op de zwakke basis, waarop het rust; in bizondere gevallen is het toch nu en dan gelukt verschillende van de verschijnselen, waarop die termen werden toegepast, op eenvoudige wijze te verklaren.

Voordat tot de behandeling der afzonderlijke bewegingsverschijnselen wordt overgegaan, is het noodig eerst nog even te wijzen op hetgeen geschiedt, wanneer zulk een prikkelwerking ophoudt. Bij turgorverandering is het zeer begrijpelijk, dat deze eenvoudig weer terug gaat. Maar hoe is het gesteld met de groeibewegingen?

Wanneer de groeibeweging gevoerd heeft tot een kromming

en deze is door groei gefixeerd, zoodat het deel dus volwassen is, verandert er verder niets meer, maar anders is het, wanneer het gekromde deel nog niet volwassen was. Dan toch gaat de kromming weer terug, zoodra de prikkel niet meer werkt — somtijds nadat eerst nog een korte tijd van rust is vooraf gegaan —; het deel wordt weer recht.

Men bestempelt dit verschijnsel met den naam van *autotropie* of ook wel van *rectipetaliteit;* een verklaring is evenmin te geven als van het ontstaan van een bepaalden vorm van een plantendeel. Immers die autotropie is een uiting van het vermogen van een plantendeel om een bepaalden vorm aan te nemen en zij behoort dus eigenlijk thuis bij de bespreking van de morphologie. Ook wanneer men een stengel kunstmatig gebogen heeft, ziet men later herstel intreden door autotropie en de stengel wordt weer recht, mits het gebogen deel nog niet vergroeid was. Er bestaat blijkbaar een inwendige regeling, die van dien aard is, dat wanneer één kant van een deel sterker gaat groeien, dit ten gevolge heeft, dat er nu een verhoogde groei in een tegenovergestelden kant gaat optreden, zoodat zoo mogelijk de bepaalde vorm toch voor den dag komt.

§ 33. Phototropie.

Iedereen weet, dat, wanneer men planten kweekt voor een raam, zoodat zij alleen van één kant licht ontvangen, het gevolg hiervan is, dat de stengels zich gaan krommen en wel zoolang, totdat de top van den stengel is komen te staan in de richting van het invallende licht. Men zegt dan, dat de stengel *positief phototropisch* is.

Wil men het verschijnsel goed zien, dan maakt men gebruik van een donkere kamer, waarin men het licht in een zeer bepaalde richting kan laten vallen, waarna men dan event. de plantjes weer in het donker kan plaatsen.

Bezigt men nu voor die proeven een kiemplantje van de mosterd (*Sinapis*) dat men in water heeft laten ontkiemen, zoodat het eenzijdige licht ook op de wortels kan inwerken, dan neemt men waar, dat de stengels zich positief naar het licht toekrommen, ter zelfder tijd, dat de wortels van het licht afgebogen zijn, zoodat deze *negatief phototropisch* zijn (zie fig. 187). Hier blijkt

dus het eene deel van een plant anders te reageeren dan het andere, één van de redenen, waarom men zegt, dat men hier met een prikkelwerking van het licht te doen heeft. Reeds dadelijk waarschuwen wij, dat men niet in het algemeen mag zeggen, dat stengels positief en wortels negatief phototropisch reageeren. De meeste wortels zijn in het geheel niet gevoelig voor licht, de stengels gedragen zich verschillend bij verschillende belichting, zooals wij hieronder nog zullen zien.

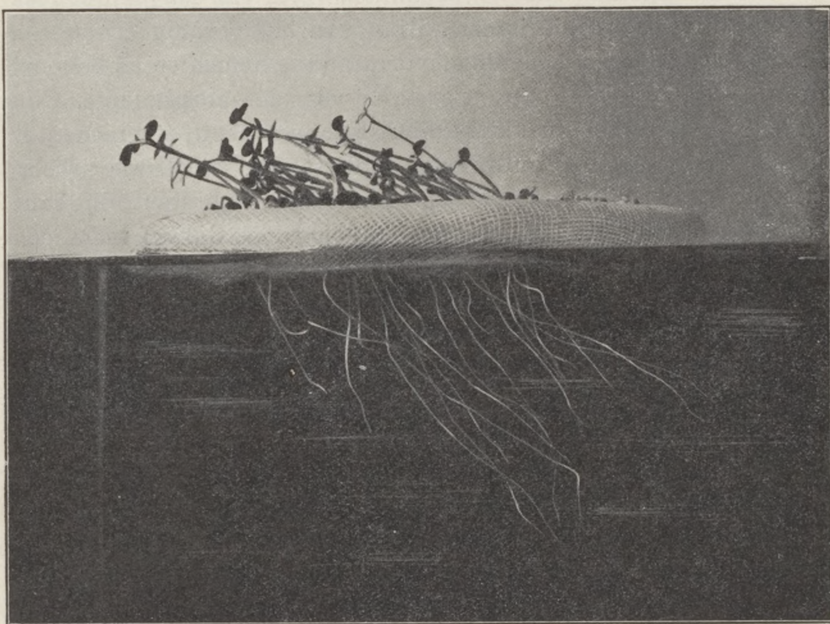


Fig. 187. Kiemplantjes van Sinapis alba, die eenzijdig (van links) belicht werden en die zich dientengevolge phototropisch gekromd hebben, de stengeltjes positief, de worteltjes negatief.

Bladen plaatsen zich in het algemeen loodrecht op het invallende licht; zij zijn *diaphototropisch* of *transversaal phototropisch.* Men kan dit gemakkelijk zien, wanneer men den stengel vastbindt, zoodat blijkt, dat de stand, dien de bladen innemen, niet het gevolg is van de richting van den stengel. In fig. 188 is b.v. afgebeeld, hoe bladen van de O. I. kers zich loodrecht op het invallende licht plaatsen.

Alle hier genoemde deelen krommen zich alleen, zoolang zij

nog groeien; in volwassen toestand zijn zij onbewegelijk. Bij de bladen is het dan vooral de bladsteel, die de beweging uitvoert; daar in de natuur de richting van het invallende licht bij die bladen natuurlijk steeds wisselend is, zal men dus ook waarnemen, dat de stand van die bladen wisselt, totdat eindelijk in



Fig. 188. Plant van Oost-Indische kers, die zijdelings belicht werd in de richting, door den pijl aangegeven. De bladen hebben zich loodrecht op het licht geplaatst, zijn dus transversaal phototropisch.

den volwassen toestand de zoogenaamde *vaste lichtstand* bereikt is. Hierbij staat dan in het algemeen de bladschijf loodrecht op het sterkste diffuse licht, dat op die plaats heerscht.

Terwijl radiair-symmetrische deelen, zooals stengels en wortels

zich *in* de richting van het invallende licht plaatsen, onverschillig of zij daarbij + of — zijn, en zij, zooals wij nog nader zullen zien, ditzelfde doen ten opzichte van andere richtende krachten, is het anders bij dorsiventrale deelen; reeds werd gezegd, dat deze loodrecht op de richtende kracht gaan staan, of dat zij er den een of anderen hoek mede maken. Men noemt nu de eerstgenoemde deelen *orthrotroop* of *parallelotroop*, de

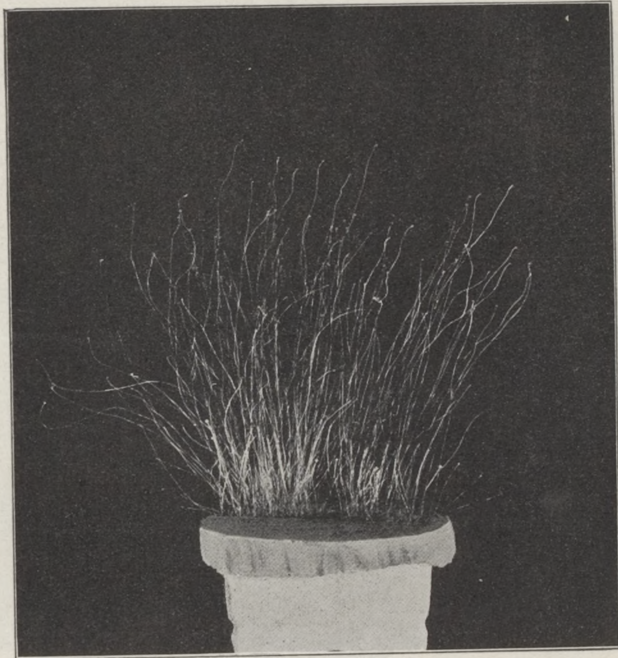


Fig. 189. Bakje met sporangiëndragers van Phycomyces nitens, die gedurende 1 uur met 100 MK van rechts belicht zijn geworden, daarna in het donker geplaatst en 1 uur later gefotografeerd werden. Positief phototropische krommingen, die het sterkst zijn bij de sporangiëndragers van gemiddelde lengte, welke het sterkst groeien.

tweede *plagiotroop*. Terwijl dorsiventrale deelen altijd plagiotroop zijn, mag men het omgekeerde niet steeds zeggen.

Ook bij ééncellige deelen kan men phototropische krommingen waarnemen. Vooral de sporangiëndragers van een groep van schimmels reageeren in dat opzicht zeer fraai; ik bedoel de *Mucorineae*, terwijl daaronder gewoonlijk de grootste vorm als

proefvoorwerp dienst doet, namelijk *Phycomyces nitens*. In fig. 189 is een sporangiëndrager van *Phycomyces* afgebeeld, die zich + phototropisch gekromd heeft. Negatief phototropisch zijn o.a. de rhizoïden der levermossen. Men vindt dit verschijnsel afgebeeld in fig. 190, waar de rhizoïden zich van het invallende licht afgekeerd hebben, terwijl het dorsiventrale thallus er loodrecht op is gaan staan.

Wanneer men zulke eenzijdige krommingen voorkomen wil



Fig. 190. Levermos (Fegatella conica) bij éénzijdige belichting; de richting van het invallende licht door een pijl aangegeven. Het dorsiventrale thallus heeft zich loodrecht op het licht geplaatst, het is transveraal phototropisch, terwijl de rhizoïden negatief phototropisch van het licht af groeien. Op het thallus zijn duidelijk de openingen waarneembaar, die wel eens met den oneigenlijken naam van stomata worden aangeduid.

en de planten toch in het licht laten, moet men er voor zorgen, dat dit alzijdig gelijkmatig invalt; wanneer men alleen maar over éénzijdig licht beschikt, moet het plantje ten opzichte hiervan voortdurend gedraaid worden, zoodat achtereenvolgens iedere kant naar het licht toe gekeerd is en dus de verschillende éénzijdige lichtwerkingen elkaar opheffen. Men moet er dan echter voor zorgen, dat de draaiing zoo gelijkmatig mogelijk

plaats heeft en daarvoor is een afzonderlijk toestel in de plantenphysiologie ingevoerd, dat men bestempelt met den naam *klinostaat.* Dit is dus eigenlijk niets anders dan een as, die zeer regelmatig draaien kan, hetzij met behulp van een uurwerk of



Fig. 191. Klinostaat van PFEFFER met verticale as. Binnen het kistje bevindt zich het uurwerk, dat de as een regelmatige draaiing doet uitvoeren. Dit uurwerk is bevestigd aan het deksel, dat verschillende standen kan krijgen, ten gevolge waarvan de as van draaiing dus ook verschillend kan worden. Op de as is een klein tafeltje bevestigd, waarop de plant staat, die aan de proef onderworpen wordt.

op een andere wijze; de as kan dan elke mogelijke stand ten opzichte van den horizon verkrijgen. In fig. 191 is een klinostaat afgebeeld, waarvan de as verticaal geplaatst is.

Bij de phototropische krommingen kan men in sommige gevallen

aantoonen, dat er verschil bestaat tusschen de perceptie van het licht en de reactie daarop. Vooreerst is er soms verschil in plaats; zoodat een bepaalde zone meer perceptorisch werkzaam is, een andere meer de reactie uitvoert.

Neemt men b.v. kiemplantjes van grassen, dan blijkt, dat vele daarvan buitengewoon gevoelig zijn voor éénzijdig licht. Bij die kiemplantjes ziet men eerst voor den dag komen een gesloten kokervormig deel (zie fig. 12), dat den naam draagt van *coleoptile* en dat later doorbroken zal worden door het eerste blad. Over de morphologische beteekenis van die coleoptile zijn de meeningen verdeeld, maar dat kan hier buiten beschouwing blijven. In elk geval is de coleoptile zeer gevoelig voor éénzijdig licht, vooral wanneer het plantje zich in het donker ontwikkeld heeft, dus geëtioleerd is.

Het is nu gebleken, dat, wanneer men bij kiemplantjes van de haver alleen den top van de coleoptile éénzijdig belicht, er een kromming optreedt, die langzamerhand geconcentreerd wordt in de lagere deelen, die niet aan het licht blootgesteld zijn geweest. Hier is echter ook dit basale deel voor licht gevoelig, zij het dan ook in mindere mate dan de top. Maar bij sommige grassen, zooals de gierst, *Panicum* en *Setaria,* is uitsluitend de top gevoelig, terwijl de reactie toch tot uiting komt in het basale deel.

Een ander geval van localisatie van prikkelperceptie voor het licht in een bepaald deel vindt men bij vele bladen, waar de bladschijf het voor éénzijdig licht gevoelige deel is, terwijl de kromming, zooals zooeven reeds gezegd werd, uitgevoerd wordt door den bladsteel. Men heeft zich afgevraagd, of men nu die percipieerende zone wellicht nog scherper definieeren kan en bij bladen heeft Haberlandt gemeend, dat de perceptie plaats zou hebben in de opperhuidscellen. Intusschen is daarmede niet in overeenstemming, dat bladen, waar men voorzichtig de opperhuidscellen heeft gedood, toch nog éénzijdige lichtprikkels percipieeren. Toch houdt Haberlandt vast aan zijn stelling en hij wil in de epidermiscellen dikwijls speciale *lichtzintuigen* zien, vooral daar, waar licht, dat op zulk een cel valt, ten gevolge van de breking een klein lichtvlekje op het binnenste van den celwand doet ontstaan. Hoe verleidelijk dit alles er ook uitziet, toch acht ik het beter er hier niet nader op in te gaan, met het

oog op het nog zeer hypothetische karakter van de genoemde voorstellingen.

Behalve een verschil in plaats tusschen perceptie en reactie heeft men in sommige gevallen ook gemeend een verschil in tijd tusschen deze twee verschijnselen te kunnen vinden. Het is een proef, die b.v. uit te voeren is met kiemplantjes van de haver; zet men deze gedurende zeer korten tijd in eenzijdig licht en daarna in het donker, dan blijkt, dat pas eenigen tijd, nadat de plantjes in het donker staan, een kromming zichtbaar begint te worden. Zoo ziet men in fig. 192 een bakje met kiemplantjes van

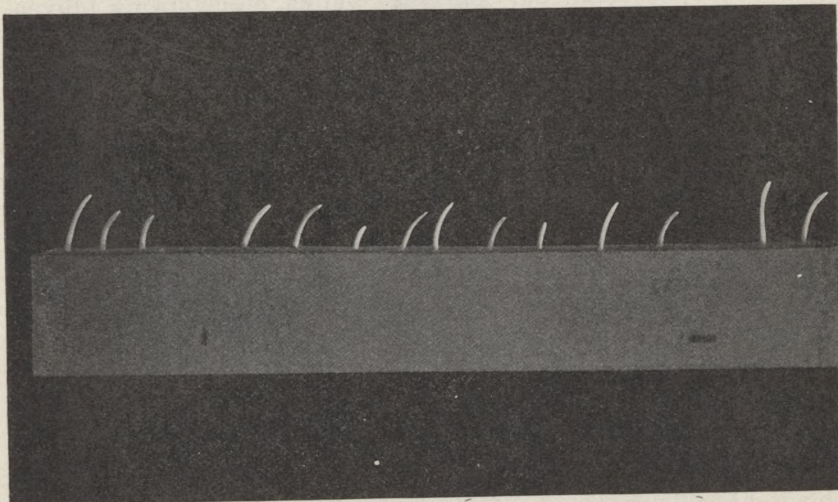


Fig. 192. Bakje met kiemplantjes van de haver, van rechts belicht met 40 MKS. Kromming, zooals die drie uur later zichtbaar was.

Avena afgebeeld, dat gedurende 8 secunden éénzijdig van rechts belicht was geworden met een lichtsterkte van 5 M.K. en dat gedurende dien tijd geen kromming had laten zien; nu, 3 uur later, gefotografeerd, is er een zeer sterke kromming opgetreden.

Ondertusschen is het de vraag, of er werkelijk een zoo scherp verschil in tijd bestaat tusschen perceptie en reactie, als het hier voorgesteld wordt. Immers, er is hier steeds sprake van een kromming, die voor het bloote oog zichtbaar is; men kan echter veel fijner waarnemen en met behulp van een mikroskoop trachten de eerste afwijking van de verticale te onder kennen. Wegens de onregelmatigheden, die elke top vertoont,

is het niet mogelijk het allereerste verschijnen van een asymmetrie van den top met zekerheid waar te nemen, maar zooveel kan wel gezegd worden, dat er, lang voor het zichtbaar worden van de kromming voor het bloote oog, reeds een reactie te vinden is. Wanneer men de kromme van fig. 193 beschouwt, waar op de abscissenas zijn afgezet de tijden van waarneming en waar als ordinaten gebezigd zijn de afwijkingen van den top van de verticale in mm. na prikkeling met 360 M.K.S., dan krijgt men zeer

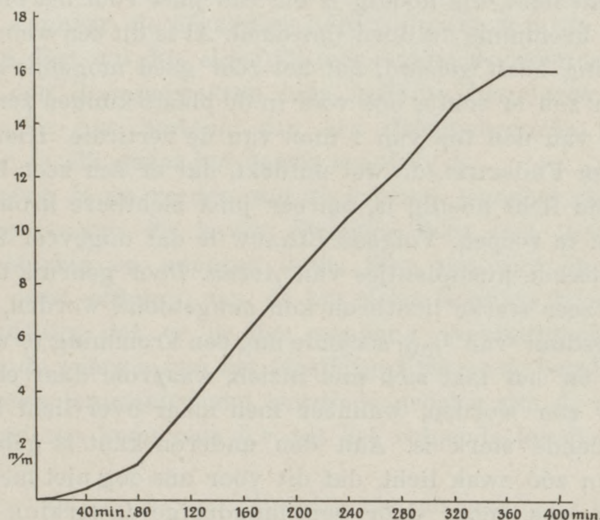


Fig. 193. Schema van de kromming van een kiemplantje van Avena sativa, dat éénzijdig belicht werd met 360 MKS bij 17,5° C. en dat vervolgens in het donker roteerde op een klinostaat met horizontale as. Op de abscissenas zijn de tijden na het begin van de prikkeling aangegeven, als ordinaten de grootte van de afwijking van den top in mm. Volgens ARISZ.

sterk den indruk, dat de reactie bijna dadelijk na toediening van het éénzijdige licht begint, om allengs sterker te worden.

Men kan zich nu de vraag stellen, of er een zekere samenhang bestaat tusschen de hoeveelheid eenzijdig licht, die op de plantjes valt en de resulteerende kromming. Het is gebleken, dat die samenhang er inderdaad is en wel in zoodanige mate, dat bij elke toegevoerde hoeveelheid energie een bepaalde reactie behoort. Hier komt dus ook voor den dag, dat het niet juist is, dat er geen verband zou bestaan tusschen de grootte van den prikkel

en de grootte van de reactie, tenzij men hier liever het begrip prikkel geheel wil laten vervallen. Tegen dit laatste zou misschien geen bezwaar bestaan, wanneer men zich dan slechts de gevolgen daarvan duidelijk voor oogen stelt. Immers doet men dat eenmaal hier, dan is er geen enkele reden om niet op dezelfde wijze te handelen voor andere verwante processen en voortredeneerende komt men er toe, het geheele begrip prikkel bij planten te laten vervallen.

Het nauwkeurigst is die afhankelijkheid bepaald voor de hoeveelheid licht, die noodig is om een juist voor het bloote oog zichtbare kromming te doen optreden. Al is dit een weinig vaag, de ervaring heeft geleerd, dat het zeer goed mogelijk is, dit te zien; men zou er echter ook voor in de plaats kunnen zetten: een afwijking van den top van 1 mm. van de verticale. Hier is door Blaauw en Fröschel de wet ontdekt, dat er een zeer bepaalde hoeveelheid licht noodig is, om een juist zichtbare kromming te voorschijn te roepen. Volgens Blaauw is dat ongeveer 20 M.K.S. bij geëtioleerde kiemplantjes van *Avena*. Door gebruik te maken van een zeer sterke lichtbron kon aangetoond worden, dat een belichtingsduur van $^{1}/_{2000}$ secunde nog een kromming te weeg kon brengen, en het laat zich niet inzien, waarom daar een grens gevonden zou worden, wanneer men maar over licht beschikt, dat voldoende sterk is. Aan den anderen kant is gebruik gemaakt van zóó zwak licht, dat dit voor ons oog niet meer waarneembaar was, maar door een langdurige inwerking hiervan kon ten slotte toch een kromming verkregen worden. Het is te begrijpen, dat hier wel een grens is, omdat tijdens de belichting het kiemplantje groeit, en wanneer dan ten slotte het eerste blad door de coleoptile heenbreekt, is de gevoeligheid verdwenen. De tijd, die noodig is om juist zoo lang te belichten, dat later een met het bloote oog even zichtbare kromming optreedt, noemt men den *presentatietijd* voor phototropie; men kan deze wet dus ook zoo uitdrukken, dat de presentatietijd omgekeerd evenredig is met de gebruikte intensiteit van het licht.

Zooals wel haast te verwachten was, heeft de temperatuur invloed op de hoeveelheid licht, die noodig is, om een juist zichtbare kromming op te wekken. Het zal wel niet noodig zijn, hier cijfers te geven; alleen volsta de mededeeling, dat het gaat als bij andere levensprocessen, dat er dus ook hier een optimum is, waar het aantal M.K.S. het kleinst is, maar dat dit optimum

afhankelijk is van den tijd van waarneming. Er volgt dus uit, dat al dergelijke proeven zooveel mogelijk bij constante temperatuur moeten worden genomen.

Gaat men nu beneden de genoemde 20 M.K.S., dan treedt er nog wel een kromming op, maar deze is met het bloote oog niet of nauwelijks waarneembaar; neemt men het mikroskoop te hulp, dan kan men dus ook veel verder naar beneden gaan en zoo is het aan Arisz gelukt aan te toonen, dat er reeds een asymmetrie van den top van kiemplantjes van de haver is waar te nemen, wanneer de éénzijdige belichting een waarde heeft van 1,4 M.K.S. Dat wil dus eigenlijk met andere woorden zeggen, dat er van een drempelwaarde hier niets te bespeuren valt, dat degeen, die het bestaan van een drempelwaarde aanneemt, daarvoor in elk geval het bewijs schuldig is.

De vraag is nu verder, wat er gebeurt, wanneer men bij die kiemplantjes van de haver éénzijdig licht laat invallen van andere sterkte en anderen duur. Men ziet dan bij stijgende energie eerst stijging van de ten slotte bereikte kromming en wel zoodanig, dat er in den aanvang evenredigheid bestaat tusschen de energie van het éénzijdige licht en de bereikte kromming; maar langzamerhand wordt de grootte van de kromming minder en zoo komt men b.v. tot het volgende tabelletje:

Hoeveelheid licht	Grootte van de maximale kromming (afwijking van den top)
7,6 MKS.	0,7 m.m.
12,4 „	1,0 „
18,1 „	1,6 „
26,4 „	2,3 „
45 „	3,0 „
65 „	3,3 „
75 „	4,0 „
100 „	5,0 „
140 „	4,7 „
237 „	5,4 „
560 „	4,0 „
1500 „	3,0 „
2800 „	1,2 „
4000 „	kromming negatief

Zooals uit deze tabel blijkt, treden er bij zeer groote lichthoeveelheden ten slotte negatieve krommingen op en iets soortgelijks is ook voor de sporangiëndragers van *Phycomyces* door Oltmanns en Blaauw gevonden. Gebruikt men nog meer licht, dan kan in plaats van deze negatieve kromming weer een positieve optreden. Wij zullen de gecompliceerde verhoudingen, die daarbij aan het licht treden, niet nader bespreken, maar ons beperken tot hetgeen hier is aangegeven.

Het meegedeelde geeft echter nog aanleiding tot een paar beschouwingen. Vooreerst is speciaal door Blaauw gewezen op de overeenkomst, die er bestaat tusschen de chemische werking van het licht en de verschijnselen, die hier beschreven werden. Immers, de wet van Bunsen-Roscoe leert, dat de hoeveelheid licht, uitgedrukt in MKS., aangeeft, hoe groot de chemische werking van het licht is. Maar in de tweede plaats zijn de negatieve krommingen vergeleken met de solarisatieverschijnselen van de fotografische plaat, die optreden, wanneer te veel licht gebruikt wordt.

Wanneer niet continu belicht wordt, maar afwisselend licht en donker wordt gegeven, zal de reactie uitsluitend afhangen van de lichthoeveelheden, mits men niet te lang gewacht heeft tusschen twee belichtingen in. Wordt b.v. telkens 1 sec. belicht en 2 sec. in het duister gelaten, dan zal men na een tijd t eenzelfde effect verkrijgen als bij een tijd 1/3 t, wanneer hetzelfde licht continu gebruikt was. Deze wet van Talbot geldt ook voor lichtperceptie door dieren, o.a. voor het menschelijk oog.

In zeer sterke mate doet zich bij die phototropische krommingen het verschijnsel voor, dat wij reeds in de vorige § met den naam stemming hebben aangeduid. Plantjes, die in het duister gestaan hebben, reageeren geheel anders ten opzichte van éénzijdig licht dan die, welke vóór dien tijd aan alzijdig licht blootgesteld waren. Zoo kan een zelfde hoeveelheid licht in het eerste geval een negatieve, in het tweede een positieve kromming induceeren.

Een analyse van deze verschijnselen danken wij aan Arisz. Deze heeft er op gewezen, dat men het alzijdige licht ook kan toedienen, door een plantje voor een lichtbron te draaien, of ook door een plantje van twee kanten even sterk te belichten.

In dat laatste geval is het mogelijk te berekenen, hoeveel licht op zulk een haverkiemplantje valt. Men kan dit licht dan laten volgen door een éénzijdige belichting; het is nu aan Arisz gelukt te bewijzen dat de kromming, die dan optreedt, eenvoudig een gevolg is van de reactie op de verschillende lichthoeveelheden, die op het plantje hebben ingewerkt. Men kan geheel en al vooruit voorspellen, welke reactie er voor den dag moet komen; m.a.w. de stemming is hier te verklaren uit een samenwerking van verschillende reacties; het is geen verschijnsel van perceptie, zooals men vroeger meende.

Eindelijk is het in den laatsten tijd gelukt een nadere analyse van de phototropische verschijnselen te verkrijgen, door gebruik te maken van de reacties, die plantendeelen in alzijdig licht vertoonen. Blaauw, die deze verschijnselen onderzocht, zooals dit in § 29 nader uiteengezet werd, heeft de toepassing op de éénzijdige belichtingen het eerst gemaakt. Wij zullen dit niet uitvoerig behandelen, maar alleen opmerken, dat het hier neerkomt op de hoeveelheden licht, die aan beide kanten van een stengel of wortel worden gevonden. Dat kan somtijds van dien aard zijn, dat de achterkant door eigenaardige brekingsverschijnselen meer licht krijgt, maar gewoonlijk wordt de voorkant sterker belicht. Nu hangt het van den vorm en het verloop van de groeikromme af, of de groei aan voor- en achterkant versneld of vertraagd zal zijn en ten gevolge daarvan een kromming moet resulteeren, die positief of negatief is. Het is in enkele gevallen inderdaad gelukt, op deze wijze de phototropische krommingen geheel te verklaren met behulp van het verloop van de photogroeireactie.

Ten slotte moet nog opgemerkt worden, dat wij vroeger reeds zagen, dat vooral het licht van kleine golflengte den grootsten invloed op den groei uitoefent. Geheel in overeenstemming hiermede neemt men nu bij de haver de sterkste krommingen waar in het blauw en indigo, terwijl ter weerszijden daarvan de lichtwerking afneemt. Ook in het violet zijn nog duidelijke krommingen en zelfs in het ultraviolet, zoodat planten in dit opzicht gevoeliger zijn dan het netvlies van ons oog. Aan den anderen kant neemt de kromming af naar het groen toe om in het oranje en geel vrij wel tot nul gereduceerd te worden. Toch mag men niet zeggen, dat die andere deelen van het spectrum geheel en al

zonder invloed zijn; zelfs het rood kan nog krommingen teweeg brengen, mits het maar lang genoeg inwerkt, of sterk genoeg is. En zoo is dus ook het werken in een fotografische kamer met rood licht altijd eenigszins gevaarlijk. Maar bovendien kan men nu reeds begrijpen, wat er voor den dag moet komen, wanneer men het geheele spectrum zeer lang en zeer lichtsterk op een reeks van plantjes laat invallen. Men zal dan in het rood en ook in het ultraviolet krommingen waarnemen, die naar het blauwe deel van het spectrum kleiner zullen worden, om in het blauw en indigo over te gaan in negatieve krommingen. Men heeft de werking van het geheele spectrum dus omgekeerd, zooals dit ook geschiedt, wanneer men een zeer lichtsterk spectrum gedurende te langen tijd op een fotografische plaat laat inwerken.

§ 34. Geotropie.

Het verschijnsel, dat stengels verticaal naar boven groeien, hoofdwortels daarentegen verticaal naar beneden, is voor iedereen iets zóó gewoons, dat men pas enkele eeuwen geleden er toe overgegaan is, zich af te vragen, waaraan dit wel toe te schrijven zou zijn. Zoodra men de vraag eenmaal gesteld had, was de beantwoording niet zoo heel moeilijk en dat antwoord is in de eerste jaren van de 19de eeuw gegeven door Knight, die aantoonde, dat het hier ging om een werking van de zwaartekracht.

Wie planten beschouwt, die op steile berghellingen groeien, weet, dat de planten niet loodrecht op den bodem komen te staan, maar verticaal; hierin ligt reeds een aanduiding van de kracht, die hier werkzaam is, maar de proeven van Knight bestonden in het gebruik van de centrifugaalkracht ter vervanging van de zwaartekracht. Wij komen op die proeven hieronder nader terug.

De eenvoudigste proef, die ons omtrent deze verschijnselen iets kan leeren, is deze, dat men een plant zoodanig legt, dat hoofdstengel en -wortel een horizontalen stand verkrijgen. Men neemt dan spoedig waar, dat beide deelen zich gaan krommen en wel uitsluitend in het nog groeiende deel; een meting met behulp van merken kan daarbij leeren, dat die kromming berust

op een ongelijken groei van de twee kanten van stengel of wortel, dat men dus met een groeibeweging te doen heeft. De kromming nu gaat zoo ver door, totdat de stengel verticaal naar boven is gekeerd, de wortel verticaal naar beneden (zie fig. 194); men drukt dit zoo uit, dat men zegt, dat de stengel *negatief*, de wortel *positief geotropisch* is.

Hetzelfde kan men ook waarnemen bij schimmels, meer in het

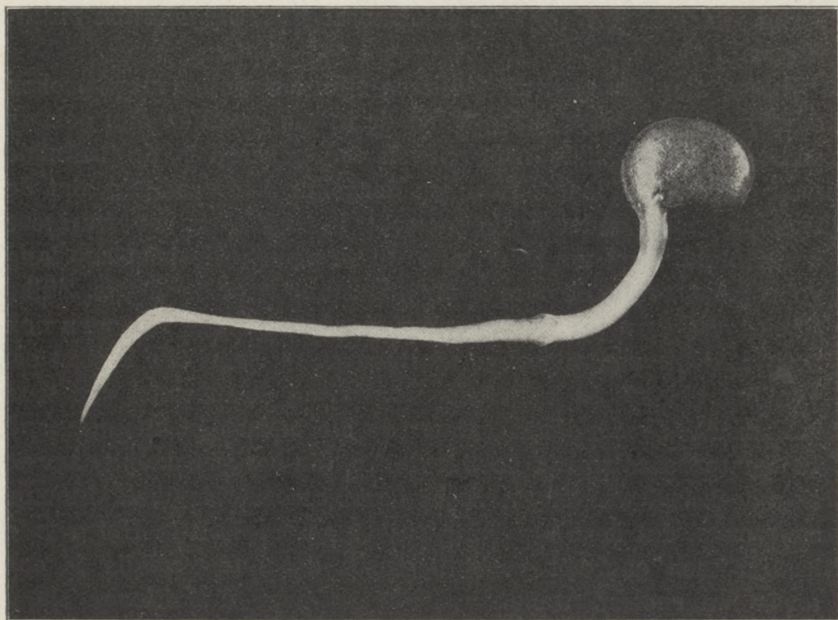


Fig. 194. Kiemplantje van Lupinus albus, horizontaal gelegd. De wortel heeft zich positief geotropisch naar beneden, de hypocotyle as negatief geotropisch naar boven gekromd.

bizonder bij sommige paddestoelen en vooral bij ééncellige schimmels, zooals *Mucorineae*. Wanneer men *Phycomyces* in het donker kweekt op een hangend stuk brood, ziet men, dat het zich ontwikkelende mycelium naar beneden groeit, dus positief geotropisch is, terwijl daarentegen de sporangiëndragers verticaal naar boven gericht zijn, ook wanneer zij in een andere richting uit uit het brood voor den dag kwamen; zij zijn dus negatief geotropisch.

Tot nu toe was alleen sprake van orthotrope deelen, maar ook plagiotrope deelen ondervinden den invloed van de zwaartekracht; zij zijn dan *transversaal geotropisch* of *diageotropisch*, d.w.z. zij maken een hoek met de verticale, die nu eens 90° is, dan weer kleiner. Men treft dit o.a. aan bij een zeker aantal wortelstokken, die horizontaal in den grond groeien en die, wanneer zij uit dien stand gebracht worden, zich juist zoolang krommen, totdat zij weer een horizontale richting hebben teruggekregen, b.v. bij het salomonszegel (*Polygonatum multiflorum*).

Zulke plagiotrope wortelstokken zijn gewoonlijk uitgesproken dorsiventraal; meestal komt het er in die gevallen dan ook op aan, dat de rugzijde naar boven toe gekeerd is, de buikzijde naar beneden. Plaatst men een dergelijk deel zoodanig, dat de rugzijde naar onderen toe gericht is, ook al is het overigens horizontaal, dan vindt er een torsie plaats, die juist zoo lang voort gaat, totdat de oorspronkelijke stand weer bereikt is. Zulke torsies ten gevolge van geotropische bewegingen kan men ook herhaaldelijk aan bloemen waarnemen, b.v. aan den bloemsteel van het viooltje en het allerbekendste bij de bloemen van onze inlandsche *Orchis*soorten, waar de bloem na den knoptoestand 180° getordeerd wordt, zoodat de lip, die oorspronkelijk naar de as toegekeerd was, er nu vanaf gericht wordt. Men heeft kunnen aantoonen, dat deze beweging zuiver geotropisch is. Het gevolg is, dat men aan het vruchtbeginsel, dat onderstandig is, een torsie waarneemt, wanneer de bloem haar definitieven stand bereikt heeft; later, wanneer de vrucht zich zet, wordt de torsie weer opgeheven. Soortgelijke torsies kan men ook waarnemen aan sommige bladstelen, vooral aan de hangende takken, die men bij treurboomen aantreft.

Zijwortels zijn ook diageotropisch, niettegenstaande zij niet dorsiventraal van bouw zijn, maar een zuiver radiaire struktuur bezitten. Wanneer men een wortelstelsel van een Dicotyl beschouwt, dat zich geheel vrij kon ontwikkelen, ziet men, dat de zijwortels alle eenzelfden hoek met de verticale maken, welken hoek men *eigenhoek* noemt (zie b.v. fig. 53). Dat deze hoek niet een gevolg is van de richting van den hoofdwortel, blijkt, wanneer men die zijwortels uit hun stand brengt, daar zij zich dan gaan krommen en wel juist zoolang, totdat zij met hun top weer denzelfden

eigenhoek met de verticale maken; ook hier kan men gemakkelijk aantoonen, dat deze kromming berust op ongelijken groei van de twee kanten.

Een bizondere vorm van geotropie wordt nog waargenomen bij planten met *gewrichten* aan de stengels, zooals men die b.v. bij de grassen aantreft. Meestal is dit gewricht te vinden vlak boven den knoop en wel vooral in de bladscheede, die den stengel omgeeft, een enkele maal, zooals bij de mais en het suikerriet, ook in den stengel zelf. Zulk een gewricht groeit niet meer, wanneer de stengel verticaal staat; maar zoodra een stengel horizontaal wordt gehouden, gaan die gewrichten aan hun onderzijde sterk groeien, zoodanig, dat somtijds de bovenkant passief verkort wordt en daardoor plooien vertoont. Die kromming vindt in een aantal gewrichten plaats, waar deze tusschen reeds volwassen weefsels inliggen, zoodat hier intercalaire groei te vinden is. Het gezamenlijke resultaat van al die krommingen is, dat de top van den stengel weer verticaal komt te staan (zie fig. 195).

Geotropische krommingen kunnen voorkomen worden door gebruik te maken van den klinostaat, wanneer men de as horizontaal plaatst. Een eenvoudige overweging leert dan toch, dat op die wijze de deelen afwisselend in zoodanige standen worden gebracht, dat de verschillende zwaartekrachtwerkingen elkaar zullen opheffen. Stengels en wortels groeien dan ook op die wijze in elke willekeurige richting en wanneer zij reeds gekromd waren, wordt de kromming door autotropie weer recht gemaakt, mits de deelen nog niet volwassen waren.

Misschien is het goed, in verband met hetgeen behandeld werd over phototropie, nog twee zaken op te merken. Vooreerst dat men planten, die phototropisch geprikkeld werden, gewoonlijk daarna op den klinostaat plaatst, waardoor men dus de éénzijdige zwaartekrachtwerking opheft en ten tweede, dat het mogelijk is bij het gebruik van een klinostaat met horizontale as, ook de lichtkrommingen buiten te sluiten, al valt dit licht éénzijdig in; daarvoor is het slechts noodig, dat men de as van den klinostaat loodrecht plaatst op de richting van het invallende licht.

Zoodra er ook maar de geringste onregelmatigheid is in den loop van den klinostaat, treedt er op den duur een geotropische

reactie op; een aantal van de meest gebruikte klinostaten lijden aan dat euvel. Men kan ze niettegenstaande dit gebrek toch nog wel gebruiken, omdat men gewoonlijk de draaiing niet zoo

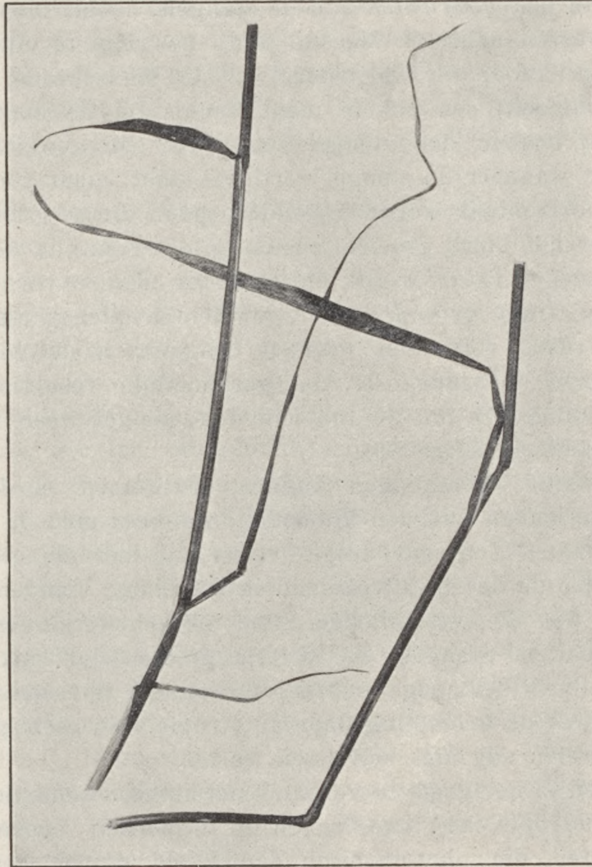


Fig. 195. Twee stengels van rogge, die zich in de gewrichten geotropisch opgericht hebben; vooral aan den rechtschen stengel is te zien, dat het gewricht aan de onderzijde langer is dan aan den bovenkant.

lang behoeft te laten duren, dat een kromming resulteert. Uit deze mededeeling volgt bovendien, dat er op den klinostaat wel perceptie plaats heeft, maar dat bij een goed loopend toestel de kromming uitblijft, omdat de wederzijdsche reacties elkaar opheffen.

Hetzelfde blijkt trouwens ook, wanneer men een gras op een klinostaat laat roteeren, want dan gaan de gewrichten uitgroeien, iets wat zij niet doen, zoolang de stengel verticaal staat; natuurlijk vindt die uitgroeiing nu alzijdig plaats, zoodat er geen kromming optreedt.

Bij al het voorgaande is stilzwijgend aangenomen, dat het deel, dat op den klinostaat geplaatst is, aan alle kanten even gevoelig is voor de zwaartekracht; is dat niet het geval, dan kunnen ook op een horizontale klinostaatas krommingen resulteeren; men kan dat inderdaad somtijds constateeren bij bladen en rhizomen.

Wat gebeurt er nu, wanneer orthotrope planten geplaatst worden op een klinostaat met schuine as? Wanneer die deelen dan evenwijdig aan de klinostaatas gezet zijn, vindt er ook nu geen kromming plaats, zooals bij eenig nadenken gemakkelijk te begrijpen is. Maar wanneer de planten schuin staan ten opzichte van de schuin staande as, beschrijven zij een kegelmantel, waarvan de boven- en de onderkant verschillende hoeken met de verticale maken, en er vindt nu *wel* een kromming plaats. Een nadere studie van die krommingen wijst er op, dat de zwaartekracht het sterkst werkt, wanneer zulke plantendeelen 90° uit hun normalen stand worden gebracht. De geringste invloed wordt daarentegen ondervonden, wanneer men den afwijkingshoek zeer klein maakt.

Men heeft zich nu afgevraagd, of het ook mogelijk zou zijn, dien verschillenden invloed van de zwaartekracht bij verschillende afwijkingshoeken in cijfers uit te drukken. Dat is inderdaad gelukt, door de stengels of de wortels afwisselend in twee standen te brengen en nu de tijden, waarin zij in elken stand gehouden werden, zoo te kiezen, dat er ten slotte geen kromming optreedt. Men heeft dit kunnen doen met behulp van een toestel, dat den naam gekregen heeft van *intermitteerenden klinostaat*. Men ziet het afgebeeld in fig. 196; het beginsel is dit, dat een vallend gewicht een as in draaiing brengt, maar dat die as telkens wordt tegengehouden door een veer, die tegen een tand komt te liggen, terwijl een andere tand op een ander tijdstip de veer weer losmaakt; de beweging van die tanden wordt geregeld door den loop van een gewonen klinostaat. Voert men nu deze proeven uit, dan kan men b.v. tegenover elkaar stellen den horizontalen stand,

dus 90° afwijking, en een anderen hoek; daarbij zijn nu merkwaardige resultaten voor den dag gekomen. Wanneer men b.v. met elkaar vergelijkt de standen 45° en 90°, dan vindt men, dat een kromming optreedt in den zin van 90° afwijking, wanneer de expositietijden gekozen worden in een verhouding van 15 : 9;

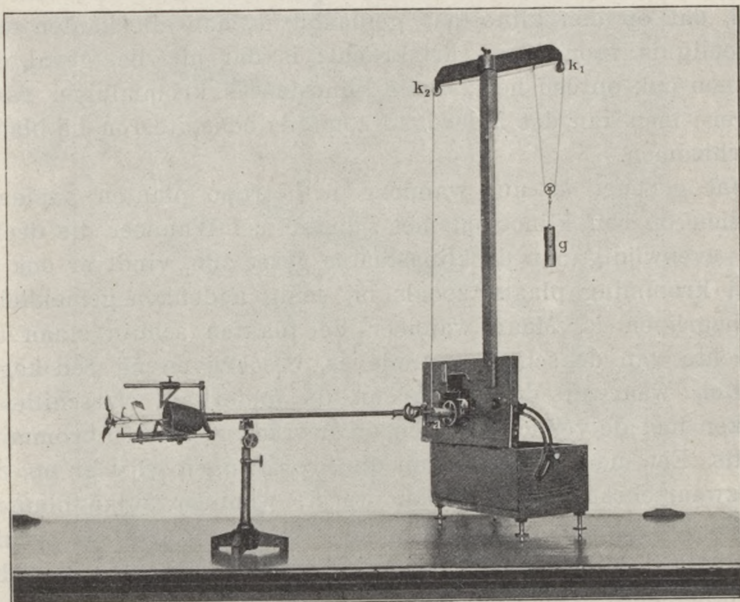


Fig. 196. Intermitteerende klinostaat. Op een klinostaat van PFEFFER met horizontale as is een plant bevestigd, die in het algemeen hier niet in draaiende beweging is. Het gewicht g, dat langzaam daalt, zal een koord langs de katrollen k_1 en k_2 laten draaien en zoo de as afwinden. Dit geschiedt echter slechts dan, wanneer de klinostaatas door haar draaiing een pal heeft losgemaakt; dan zal plotseling de plant een eindweegs draaien, om weer tot rust te komen, wanneer een tandje van een ander rad in een pal grijpt. Bij verdere omwenteling van de klinostaatas kan ook deze pal weer los gemaakt worden, enz. Zoodoende zal de plant twee verschillende standen kunnen hebben gedurende tijden, die men willekeurig regelen kan.

een kromming in den zin van 45°, wanneer de verhouding der tijden is als 13 : 11, terwijl bij de verhouding 14 : 10 de planten recht blijven. Die verhouding 14 : 10 is als 1 : 0,714 en merkwaardig genoeg stemt dit overeen met de omgekeerde verhouding van de sinussen, want sin. 90° : sin. 45° = 1 : 0,707. Die sinusregel is ook voor andere afwijkingshoeken gevonden, zoodat men dus

in het algemeen zeggen kan, dat de werking van de zwaartekracht omgekeerd evenredig is met den sinus van den afwijkingshoek, dus het grootst bij een hoek 90° en 0 bij een afwijkingshoek 0°.

Wanneer men eens, zooals in fig. 197, de zwaartekracht op de bekende wijze aangeeft door een lijn van bepaalde lengte g, dan kan men deze, die gedacht wordt aan te grijpen aan het uiteinde van den wortel, ontbinden in twee componenten, de eene in de richting van den wortel, de andere loodrecht daarop. Het zal wel duidelijk zijn, dat de laatste gelijk is aan g maal den sinus van den afwijkingshoek. Of m.a.w. men kan het zoo voorstellen, alsof van de zwaartekracht alleen die component werkzaam is, die loodrecht op het orgaan gericht is en die in normalen stand 0 is, by de grootste afwijking van 90° gelijk aan mg, wanneer m de massa van den wortel is en g de versnelling van de zwaartekracht.

Fig. 197. Schema ter verduidelijking van de zwaartekrachtwerking op wortels, die een verschillenden hoek met de normaal maken. Bij de wortel, die een hoek van 30° maakt, kan men de zwaartekracht g ontbinden in 2 componenten, de eene in de richting van den wortel, de andere loodrecht daarop. Laatstgenoemde is natuurlijk gelijk aan g . sin 30°, in dit geval dus $\frac{1}{2} g$. Bij een afwijking 90° is deze component $= g$, de lengtecomponent 0, terwijl bij de verticaalstaande wortels de laatste component $= g$ en de loodrechte component daarentegen $= 0$ is.

Toch is de lengtecomponent niet totaal onwerkzaam; maar die werkzaamheid schijnt zich meer in het bizonder te doen gevoelen in den vorm van een zekere remming, die dus in horizontalen stand het kleinst is. Het allergrootst zal deze remming moeten zijn in omgekeerden stand, terwijl daar dan geen geotropische kromming moet optreden. Dat laatste kan men zien, wanneer men de deelen in een gipsverband brengt en ze zoo dwingt geheel in verticalen stand te

blijven; anders heeft men last van toevallige krommingen, nutaties, waarvan wij het bestaan in een volgende § zullen bespreken.

Dat in al deze gevallen de zwaartekracht het werkende agens is, blijkt het duidelijkste uit proeven, waarbij men gebruik maakt van een centrifuge. Wanneer men kiemplantjes van de haver op een centrifuge laat draaien, ziet men al spoedig, dat de top zich naar de as toe gaat krommen. Staat de as van de centrifuge horizontaal, dan gaat die kromming zoo ver, dat ten slotte de top van het kiemplantje loodrecht op de as komt te staan. Is de as daarentegen verticaal geplaatst, dan gaat de kromming niet zoo ver, maar de stand wordt schuin en wel zoodanig, als te verwachten was, wanneer men de resultante zoekt van de zwaartekracht en de centrifugaalkracht. Het zal dus ook van de grootte van de laatste afhangen, hoe schuin de plantjes komen te staan. Wortels gedragen zich op een centrifuge overeenkomstig d.w.z., dat zij zich natuurlijk in verband met hun positieve geotropie naar buiten toe krommen.

In dat laatste geval zou men kunnen denken aan een directe werking van de centrifugaalkracht, zooals men trouwens ook de kromming van wortels naar beneden opgevat heeft als een directe werking van de zwaartekracht, die ze naar beneden zou trekken. Dat deze opvatting onjuist is, kan reeds blijken door vergelijking van de zeer verschillende werking, die de zwaartekracht uitoefent op verschillende deelen van de plant, maar bovendien uit het feit, dat men wortels tegen een drukking in zich naar beneden kan laten krommen, b.v. ze in kwik kan laten dringen.

Veel overtuigender blijkt dit alles echter nog uit de nawerking. Wanneer men een bakje met kiemplantjes van de haver gedurende 10 minuten zoodanig plaatst, dat de kiemplantjes horizontaal komen te staan, ziet men met het bloote oog nog geen spoor van kromming; wordt het bakje nu op een klinostaat met horizontale as gedraaid, dan neemt men 50 minuten daarna een kromming waar, zooals die in fig. 198 is afgebeeld. Die kromming was dus geïnduceerd door het voorafgaande horizontaal leggen; het doet er niet toe, of de kromming al veel vroeger begint, voordat zij met het bloote oog zichtbaar is; in elk geval gaat zij later nog verder. Inderdaad kan men ook hier, evenals bij de phototropische krommingen aantoonen, dat

met een mikroskoop reeds veel vroeger krommingen zijn waar te nemen, die ook hier aan den top van het deel beginnen en dan naar beneden worden voortgeplant, terwijl de top langzamerhand weer recht wordt.

Wij komen er dus toe, te spreken van een prikkelwerking van de zwaartekracht, nu wij onderscheid in tijd kunnen maken tusschen perceptie en reactie. De vraag is, of er ook een onderscheid in plaats bestaat tusschen die twee verschijnselen. Dat is

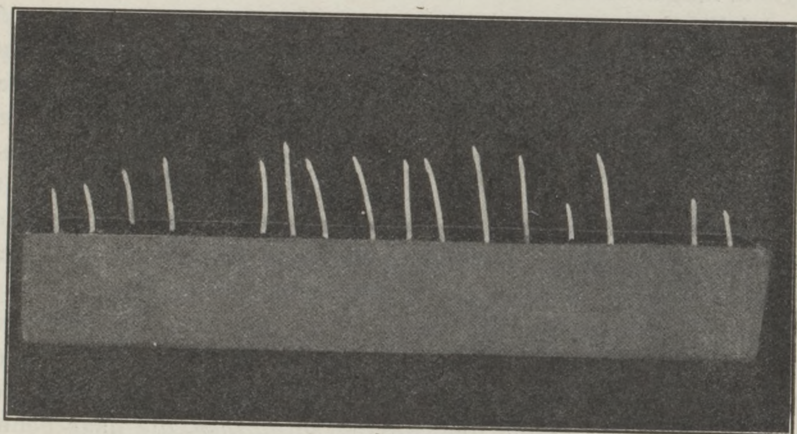


Fig. 198. Bakje met kiemplantjes van Avena sativa, die 10 minuten geotropisch geprikkeld werden, door het bakje op zijn rechtschen zijkant te plaatsen; daarna gedurende 50 minuten gedraaid op een klinostaat met horizontale as, alles in het donker; vervolgens gefotografeerd. De geotropische kromming is duidelijk waarneembaar. De waterdruppeltjes bij den top zijn bij het druppelen naar buiten getreden.

inderdaad te constateeren en wel vooreerst bij sommige kiemplantjes van grassen, meer bizonder bij *Setaria* en *Panicum*. Wanneer men deze horizontaal plaatst en ze daarbij met de basis vasthoudt, ziet men een kromming optreden, die zoo ver gaat, totdat de top van het kiemplantje een verticalen stand bereikt heeft. Zet men ze echter zoo, dat zij een horizontalen stand krijgen, terwijl ondertusschen de top wordt vastgehouden, dan gaat de kromming door en er treden, zoolang als het gelukt de plantjes in leven te houden, voortdurende krommingen op. Dit laatste is alleen zoo te verklaren, dat de top van het plantje het speciaal voor zwaartekracht gevoelige deel is, dat

nu horizontaal gehouden wordt en dus steeds in den prikkelstand blijft staan. Bij stengels van oudere planten is alleen het jongste deel gevoelig voor zwaartekrachtprikkels, zonder dat men overigens een scherpe localisatie kan aantoonen; maar men heeft de waarschijnlijkheid betoogd, dat die gevoeligheid speciaal te vinden zou zijn in de endodermis, zoolang deze nog zetmeelkorrels draagt. Bij wortels eindelijk heeft men kunnen bewijzen, dat de top het gevoeligste deel is en dat vandaar af de gevoeligheid langzamerhand minder wordt. Men heeft de proef zoodanig ingericht, dat een wortel op een centrifuge geplaatst werd, zóó dat een schuine hoek met de as gemaakt werd, terwijl de top aan den eenen kant van de as uitstak, het basale deel van den wortel aan den anderen kant. Op die wijze werd de top door de centrifugaalkracht geprikkeld in een richting, die juist tegenovergesteld was aan die, waarin de middelpuntvliedende kracht op het verdere deel van den wortel inwerkte. Uit de resulteerende krommingen konden dan natuurlijk eenige gevolgtrekkingen gemaakt worden omtrent de localisatie van de perceptie.

Men heeft zich ook afgevraagd, hoe die perceptie in de cel zou kunnen geschieden; daarbij is toen dadelijk gedacht aan de evenwichtsorganen van verschillende dieren, waar men te maken heeft met kleine lichaampjes, *statolithen*, die naar beneden zakken en daarbij een zekere drukking op hun onderlaag uitoefenen. Men heeft gemeend dergelijke statolithen in plantencellen te kunnen aanwijzen in den vorm van kleine zetmeelkorreltjes, die steeds de laagste plaats in de cel zouden innemen en zoodoende een druk zouden uitoefenen op de buitenlaag van het protoplasma. Is dat de normaal naar beneden gekeerde buitenlaag, dan zou er geen kromming optreden, maar in elk ander geval zou die ongewone drukking of vormverandering van de buitenlaag een prikkel representeeren, die zich uiten zou in een kromming. Het zouden dan vooral de statolithen in het wortelmutsje en in de endodermis van den stengel zijn, die den zwaartekrachtprikkel in wortel en stengel zouden teweegbrengen. Hoe verleidelijk deze theorie er ook moge uitzien, men kan niet beweren, dat zij tot nu toe streng bewezen is; er zijn nog altijd ernstige bezwaren tegen in het midden te brengen, die het onmogelijk maken, haar te accepteeren.

Ook het verschijnsel der stemming is hier waargenomen. Voor-

eerst blijkt, dat eenzelfde deel verschillend kan reageeren op jongeren of op ouderen leeftijd. Zoo neemt men waar, dat de bloemstelen van de aardnoten, *Arachis hypogaea*, negatief geotropisch zijn, maar dat na den bloei de geotropische stemming verandert, zoodat de vrucht nu naar beneden gekeerd wordt en in den grond dringt om te rijpen. Omgekeerd ziet men, dat bij de akelei, *Aquilegia vulgaris*, de bloemstelen omgebogen zijn door positieve geotropie, zoodat de bloemen naar beneden gekeerd zijn; na den bloei verandert dit verschijnsel, de stelen worden negatief geotropisch en de vruchten staan recht overeind op rechte stelen. Zoo verandert ook de hoek, dien de zijwortels met de verticale maken met den leeftijd van den hoofdwortel, waaruit zij voor den dag komen, zoodat b.v. de hoek bij boonenplanten, van boven naar beneden gaande, achtereenvolgens bedroeg: 130°, 80°, 80°, 90°, 90°, 65°, 75°, 75° en 40°.

Somtijds kan men zien, welke uitwendige omstandigheden invloed uitoefenen op die verandering van stemming. Zoo is vroeger reeds besproken het geval van den spar, waar het afsnijden van den eindknop ten gevolge heeft, dat een zijknop, die anders tot een dorsiventrale transversaal geotropische tak zou geworden zijn, uit gaat loopen tot een radiair symmetrischen hoofdstam, die negatief geotropisch is. Een dergelijke correlatieve invloed is b.v. ook bekend geworden voor de papaver; in knoptoestand is de bloemstengel naar beneden gekromd door positieve geotropie, zoodat de knop hangend is. Wanneer de bloem zich opent, verandert de stemming en de stengel wordt negatief geotropisch, zoodat de bloem recht overeind staat. Hetzelfde geschiedt echter ook in een jonger stadium dikwijls, wanneer men den knop afsnijdt. Hier moet dus van dezen knop de een of andere invloed uitgaan, die ten gevolge heeft, dat de bloemstengel positief geotropisch reageert.

Een nauwkeurige studie van deze verschijnselen is gemaakt bij sommige wortelstokken, in het bizonder van een bekende voorjaarsplant, namelijk *Adoxa Moschatellina*. Dit rhizoom is in het donker transversaal geotropisch, groeit dus horizontaal, maar in het licht verandert de stemming en het rhizoom wordt positief geotropisch, zoodat het naar beneden gaat groeien, zoo lang, totdat weer het licht wordt verwijderd. De invloed, die hier op het rhizoom zelf inwerkt, schijnt in andere gevallen op de boven-

aardsche deelen een werking uit te oefenen, die zoodanig is, dat er een zekere verandering wordt voortgeplant naar den wortelstok, waardoor bij dezen de geotropische stemming een verandering ondergaat. Op deze wijze zijn zulke rhizomen in staat steeds in hetzelfde niveau verder te groeien, daar zij a.h.w. van de bovenaardsche deelen een sein krijgen, dat zij zich op een anderen afstand van de oppervlakte van den grond bevinden dan normaal; dit is dan aanleiding voor hen, om hetzij negatief geotropisch naar boven of positief geotropisch naar beneden te groeien, totdat zij weer op den bepaalden afstand van de oppervlakte van den grond zijn gekomen, waarna zij transversaal geotropisch verder horizontaal blijven.

Men heeft getracht, den presentatietijd voor geotropie te bepalen, dus den minimumtijd, gedurende welken geprikkeld moet worden, om daarna een nog juist voor het bloote oog waarneembare kromming te krijgen. Voor de bepaling daarvan werd o.a. gebruik gemaakt van een centrifuge; wanneer men de snelheid daarvan nauwkeurig regelt en den afstand van het plantje van de as kent, kan men de grootte van de centrifugaalkracht bepalen. Het bleek nu, dat de presentatietijd omgekeerd evenredig is met de gebruikte centrifugaalkracht, zoodat b.v. voor de coleoptilen van de haver de volgende cijfers werden verkregen; de centrifugaalkracht is daarbij uitgedrukt in de massa maal de versnelling van de zwaartekracht, dus mg:

centrifugaalkracht	presentatietijd	product
58,43 mg.	5 secunden	292
23,86 „	13 „	310
10,08 „	31 „	304
3,00 „	100 „	300
1,04 „	310 „	322
0,76 „	415 „	315
0,25 „	1300 „	325
0,08 „	3900 „	312

Men ziet, dat de producten voldoende constant zijn, om tot den bovengenoemden regel te mogen besluiten. Mevr. Rutten—Pekelharing, die deze onderzoekingen verrichtte, heeft nu echter soortgelijke bepalingen ook met de zwaartekracht zelf uitgevoerd. Dan kan natuurlijk de kracht niet wisselen, maar wel de werk-

zame component, zooals dat boven uiteengezet werd. Men kan dus kiemplantjes van de haver in verschillende afwijkingshoeken prikkelen en dan den presentatietijd bepalen. Vermenigvuldigt men nu dien tijd met de zwaartekracht maal den sinus van den afwijkingshoek van de verticale, dus neemt men het produut mgsin.$\alpha \times t$, dan blijkt, dat dit constant is. Zoo werd gevonden bij een afwijkingshoek van 90° 269, bij 60° 282, bij 120° 288, bij 45° 259, bij 40° 284, bij 30° 270, bij 20° 251 en bij 159° 262. Dit komt er dus op neer, dat het product praktisch constant is.

De hier gevonden regel doet sterk denken aan den productregel van Blaauw en Fröschel voor de phototropie, maar terwijl er daar een energetische beteekenis aan gehecht kon worden, is dat hier alleen onder één voorwaarde mogelijk, dat namelijk de zwaartekracht werkt op deeltjes, die in beweging verkeeren.

Evenals bij de phototropie, werd ook hier geconstateerd, dat de temperatuur invloed heeft op den presentatietijd en dat ook andere uitwendige krachten daarop werken. Zoo kunnen planten het bij zuurstof-onttrekking een tijdlang uithouden, maar op den duur gaat de gevoeligheid verloren, zoodat zoowel de perceptie als het reactievermogen verdwenen zijn.

Ten slotte is er in verband met de voorstellingen, die men zich tegenwoordig maakt van de phototropie, waarbij de lichtgroeireactie een rol zou spelen, gezocht naar een invloed, dien de zwaartekracht op den alzijdigen groei zou hebben. Hoewel deze onderzoekingen nog niet tot afsluiting zijn gekomen, kan toch wel reeds gezegd worden, dat de zwaartekracht invloed heeft op den lengtegroei. Maar tusschen de constateering van dit verschijnsel en een verklaring van de geotropische krommingen ligt nog een groote afstand.

§ 35. Hydrotropie, thermotropie, chemotropie, enz.

Na de uitvoerige bespreking van de phototropie en de geotropie kunnen wij omtrent de overige groeibewegingen, die door uitwendige prikkels geïnduceerd worden, kort zijn. Wij zullen die in deze § behandelen, waarbij opgemerkt kan worden, dat men er ook veel minder van weet; alleen de bewegingen der ranken en slingerplanten zullen later afzonderlijk besproken worden, nadat iets over de spontane bewegingen gezegd is.

Wanneer men een ring van zink neemt en hier een stuk gaas overheen spant, vervolgens den ring vult met nat zaagsel en daarin zaden uitzaait, dan zullen de wortels van de kiemplantjes onder uit dit zaagsel voor den dag komen en ten gevolge van hun geotropie verticaal naar beneden groeien. Maar dit zal alleen dan geschieden, wanneer de ring horizontaal is opgehangen, niet, wanneer de ring scheef hangt; immers in dit laatste geval

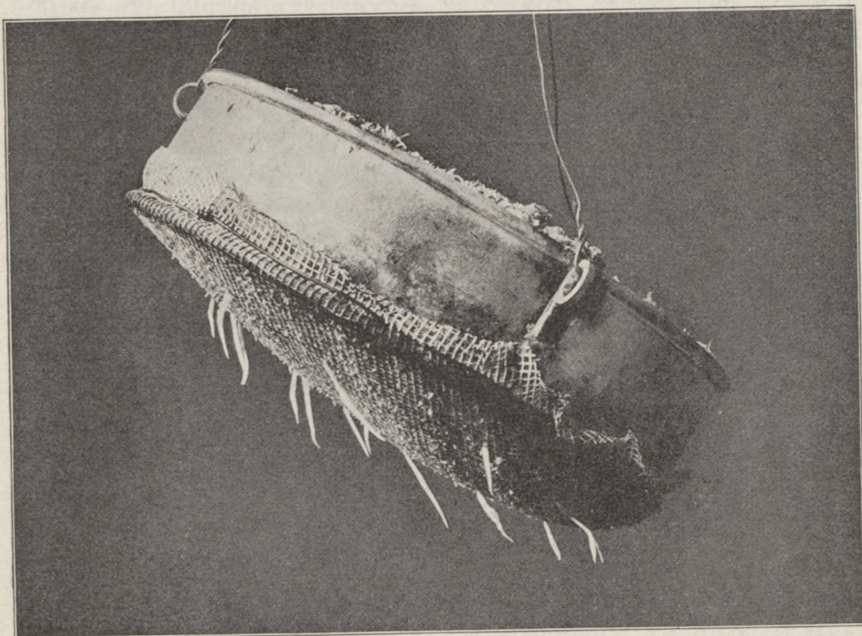


Fig. 199. Hydrotropie van wortels. Zinken ring met nat zaagsel, aan den onderkant gesloten met gaas; hierin kiemende erwten. De wortels, die door het gaas heen kwamen, zijn niet verticaal naar beneden gegroeid, maar wijken door hun positieve hydrotropie af naar het natte zaagsel toe.

zullen de worteltjes op de wijze, in fig. 199 aangegeven, schuin naar het natte zaagsel toe groeien; zij kunnen zich daartegen aanleggen, dan weer zich naar beneden ombuigen en daarna hetzelfde verschijnsel herhalen, waardoor er een eigenaardig slangvormig verloop van de worteltjes tot stand kan komen. Wanneer men er voor zorgt, dat de ruimte, waarin de worteltjes zich ontwikkelen, overal met waterdamp verzadigd is, zullen de wortels echter verticaal naar beneden groeien, zelfs al hangt

de ring scheef. Het is wel duidelijk, dat men hier te doen heeft met de werking van een ongelijken vochtigheidstoestand van de omgeving, of zooals men het uitdrukt, deze wortels zijn *positief hydrotropisch.*

Zorgt men er voor, dat de worteltop in een ruimte komt, die alzijdig even vochtig is, terwijl het overige deel van den wortel eenzijdig bevochtigd wordt, dan vindt geen spoor van kromming plaats. Omgekeerd, wanneer men er voor zorgt, dat de worteltop aan den eenen kant vochtiger gehouden wordt dan aan de andere zijde, dan treedt een kromming op, ook al omwikkelt men het verdere deel van den wortel met nat filtreerpapier. Dus, in overeenstemming met hetgeen waargenomen is bij de geotropie, kan ook hier geconstateerd worden, dat de perceptie van den hydrotropischen prikkel plaats heeft in den worteltop.

Men heeft ook ééncellige deelen gevonden, die positief hydrotropisch zijn, namelijk de rhizoiden van het gewone levermos, *Marchantia polymorpha.* Evenzoo kent men *negatief hydrotropische* ééncellige deelen, en wel de sporangiëndragers der *Mucorineae,* die zich dus wegkrommen van vochtig papier. Hieraan wordt het toegeschreven, dat zij op den klinostaat naar alle kanten loodrecht van het substraat af groeien.

Ook stroomend water schijnt invloed te kunnen hebben op den groei van wortels en dus *rheotropische* krommingen teweeg te kunnen brengen; men veronderstelt, dat hier de geheele wortel gevoelig is en niet alleen de worteltop.

Men spreekt van *thermotropie,* wanneer plantendeelen zich naar een warmtebron toe krommen of daarvan af. Dit blijkt afhankelijk te zijn van den warmtegraad der warmte-uitstralende deelen ter weerszijden van de planten, zoodat daardoor bepaald wordt, of de deelen positief dan wel negatief thermotropisch zijn. Men weet dit o.a. van kiemplantjes en het is niet onwaarschijnlijk, dat het verschijnsel in laatste instantie een bizondere vorm van phototropie is; maar goed onderzocht is het niet. In elk geval was iets dergelijks te verwachten uit den bekenden invloed van de temperatuur op den alzijdigen lengtegroei, die vroeger reeds besproken werd.

Men spreekt van *chemotropie,* wanneer de aanwezigheid van de een of andere scheikundige stof aanleiding is, dat de groei

van een plantendeel verandert, zoodat dit plantendeel positief chemotropisch naar die stof heengroeit, of negatief chemotropisch er van af.

Bij wortels zijn deze verschijnselen tamelijk uitvoerig onderzocht, maar het behoeft wel geen betoog, dat het niet gemakkelijk is, daar een bepaald constant concentratieverschil aan de twee kanten van den wortel te onderhouden.

In de natuur zullen wortels wel eens gebruik maken van die eigenschap, maar toch komt dit zeker veel meer voor bij stuifmeelkorrels en schimmeldraden. Wanneer men rijpe stuifmeelkorrels uitzaait op vochtige gelatine, kan men waarnemen, dat er stuifmeelbuizen gaan uitgroeien, die richtingloos over de gelatine voortkruipen. Brengt men dan een scheikundige stof, die positief chemotropisch werkt, op de gelatine, b.v. een korreltje rietsuiker, dan ziet men, dat de beweging der pollenbuizen naar die rietsuiker toe gericht wordt; zij buigen zich alle daarheen. In de natuur zal vermoedelijk op deze wijze bewerkt worden, dat de pollenbuizen in het stijlkanaal naar beneden groeien en dat zij binnendringen in het poortje van den zaadknop; dit verschijnsel zullen wij later nog leeren kennen.

Ook bij schimmeldraden heeft men soortgelijke waarnemingen gedaan, b.v. wanneer men schimmels liet groeien op een afgetrokken opperhuid van een blad, en wanneer men nu onder die opperhuid aanbracht een oplossing van de noodige voedingsstoffen. De schimmeldraden groeiden dan door de epidermis heen. Men stelt zich voor, dat parasieten op deze wijze in hun voedsterplanten binnendringen, waarbij laatstgenoemde dus altijd een bepaalde stof of een mengsel van stoffen zouden afscheiden, die als een prikkel zouden werken.

Zeer slecht zijn nog onderzocht de positieve en negatieve *galvanotropische* bewegingen, meer in het bizonder van wortels, waar men dus met groeibewegingen te maken heeft in de richting van een galvanischen stroom of daartegenin gericht. Met het oog op de onvolledigheid van onze kennis is het beter, hier met de vermelding te volstaan.

Iets meer weet men van *traumatotropie*, d.w.z. de groeibeweging, die het gevolg is van de verwonding van het een of andere plantendeel. Wij hebben reeds meer dan eens gezien, dat de

plant reageert op een verwonding, o.a. gewezen op het ontstaan van wondkurk, wondcallus, enz. Later zullen wij nog even gelegenheid hebben er de aandacht op te vestigen, dat bewegingen van kernen als gevolg van verwonding kunnen optreden; maar nu gaat het alleen om groeibewegingen.

Deze zijn het beste bekend bij wortels, waar men ze ook wel naar den ontdekker, krommingen van DARWIN noemt. Wanneer men van een worteltop een overlangsch stukje afsnijdt, zoodat het grootste deel van den top blijft zitten, neemt men waar, dat er in het groeiende deel van den wortel een kromming wordt uitgevoerd en wel van de wond af; die kromming kan leiden tot een volledigen cirkelboog, door den top beschreven.

Hetzelfde kan men ook tot stand brengen, wanneer men den worteltop éénzijdig beschadigt, door behandeling met zilvernitraat; ja zelfs door een beetje lak éénzijdig aan den worteltop te bevestigen, kan men soortgelijke verschijnselen te voorschijn roepen. Het is daarbij opvallend, dat deze traumatotropische krommingen alleen dan tot stand komen, wanneer de wortel*top* beschadigd wordt, niet wanneer deze beschadiging zich beperkt tot de groeiende zone, terwijl de kromming toch juist door die groeiende zone wordt uitgevoerd.

§ 36. AUTONOME BEWEGINGEN.

Autonome of *spontane bewegingen* zijn zulke, die niet door uitwendige prikkels worden geïnduceerd, maar die alleen door inwendige krachten worden teweeggebracht. Het behoeft wel geen betoog, dat men in dergelijke gevallen nooit verder komen kan dan tot de verklaring, dat het niet gelukt is een uitwendige oorzaak te vinden en dat de bewegingen ook dan nog plaats hebben, wanneer men de uitwendige omstandigheden, zooveel dit eenigszins mogelijk is, constant heeft gehouden.

Het best bekend is de door DARWIN onderzochte *circumnutatie,* waarvoor ook wel het woord *nutatie* gebezigd wordt. Wanneer men aan den top van een stengel een fijn glazen wijzertje vastmaakt en het uiteinde zichtbaar maakt met behulp van een klein druppeltje zwart lak, kan men op een glazen plaat, die men boven de plant geplaatst heeft, een projectie van dien wijzer aanteekenen; evenzoo kan men handelen met een tweede plaat,

die verticaal gezet is. Beweegt de top van zulk een stengel zich nu, dan zal men de beweging in een horizontaal en in een verticaal vlak geprojecteerd krijgen en zich op deze wijze een denkbeeld kunnen vormen van den geheelen aard van die beweging. Tegenwoordig kan men nog anders te werk gaan en met geregelde tusschenpoozen fotografieën van de plant nemen, die men dan daarna met behulp van een cinematograaf projecteert, waarbij de bewegingen versneld en vergroot duidelijk voor de oogen treden.

Het blijkt dan, dat de toppen van alle stengels een beweging uitvoeren, die men beschrijven kan als een langzaam opstijgende spiraal; de top beschrijft in horizontale projectie een cirkel. Maar dit stelt die beweging sterk geïdealiseerd voor, in werkelijkheid gaat het volstrekt niet zoo regelmatig, men kan alleen zeggen, dat de beweging tot een cirkelbeweging nadert. Somtijds is het verschijnsel zoo opvallend, dat men het wel haast met het bloote oog zien kan, wanneer men een wijzer naast de nuteerende plant zet, zooals bij de bloemstengels van de ui of van de weegbree. In andere gevallen is het nauwelijks waarneembaar, ook bij aanzienlijke vergrooting, maar men kan toch wel zeggen, dat alle stengels dergelijke bewegingen uitvoeren.

Alleen, er is één voorwaarde aan verbonden: het is een groeibeweging, dus de stengels mogen nog niet volwassen zijn. Het verschijnsel berust er dus op, dat afwisselend de eene of de andere kant van den stengel sterker groeit. Het schijnt nu, dat die nutaties des te geringer zijn, naarmate de uitwendige omstandigheden constanter worden gehouden. Men zou zoo haast de verklaring willen zoeken in zeer geringe schommelingen der uitwendige factoren, die den groei aan één zijde van den stengel iets zouden bevorderen, waarop dan min of meer automatisch door autotropie een sterkere groei van de tegenovergestelde zijde van den stengel zou moeten volgen.

Bij bilaterale deelen heeft de beweging in het symmetrievlak sterker plaats; zoo is het gesteld met de toppen der bladen (altijd zoolang deze nog groeien) en zoo ziet men het dan ook bij de coleoptilen der grassen, die op de doorsnede eenigszins elliptisch zijn en die het sterkst nuteeren in een vlak, dat in de lengterichting van den graankorrel ligt; men moet bij proeven omtrent den invloed van licht, zwaartekracht, enz. op die kiem-

plantjes, den uitwendigen prikkel dan ook steeds laten werken loodrecht op de hier genoemde richting.

Bij de behandeling van de bewegingen der ranken zullen wij onder den naam *roteerende nutatie* een beweging leeren kennen, die af te leiden is van de gewone circumnutatie, maar die veel regelmatiger is geworden; zoo zullen wij ook bij de bewegingen der slingerplanten te doen krijgen met een beweging, die afgeleid kan worden van de circumnutatie.

Het zou nu aangewezen zijn, onder de autonome bewegingen melding te maken van de *epinastie* en de *hyponastie;* intusschen zijn deze bewegingen dikwijls zoo nauw samenhangend met andere, die zeker door uitwendige krachten worden geïnduceerd, dat het geraden schijnt, ze pas samen met die andere *nastieën* in een afzonderlijke § te behandelen.

Wel kan er hier op gewezen worden, dat men ook autonome bewegingen kent bij deelen, die hun bewegingen uitvoeren door afwisselende turgorverandering van de twee kanten van het deel. Men treft in zulke gevallen altijd gewrichten aan, waarin die veranderingen optreden. De uitvoering van dergelijke bewegingen komt later nog ter sprake, maar thans kan op deze plaats vermeld worden, dat heel enkele spontane bewegingen bekend zijn geworden, die op de hiergenoemde wijze worden uitgevoerd. Het bekendste in dat opzicht is een tropische plant, *Desmodium gyrans;* deze *Papilionacee* bezit drietallige bladen, waarvan het eindblaadje groot is, terwijl de zijblaadjes zeer klein zijn en kort gesteeld. Wanneer nu de temperatuur maar hoog genoeg is (22--25° C.), en de vochtigheidstoestand van de atmosfeer ook hoog, maken de zijblaadjes een beweging, die stootsgewijze plaats heeft, maar die er toe leidt, dat de blaadjes met hun top in 1—3 minuten een cirkel beschrijven.

Veel minder duidelijk zijn soortgelijke bewegingen, die in het duister uitgevoerd worden door de blaadjes van de klaver *(Trifolium)* en van de klaverzuring *(Oxalis);* deze beschrijven met hun top een boog van ongeveer 120°.

§ 37. CONTACTPRIKKELS.

Aanraking met vaste voorwerpen kan in vele gevallen als een prikkel op een plantencel inwerken; men noemt een dergelijken

prikkel een *contactprikkel* en de groeikromming, die ten gevolge daarvan optreedt, wordt een *thigmotropische* genoemd.

Uit onderzoekingen van den laatsten tijd is gebleken, dat de gevoeligheid voor contactprikkels zeer algemeen verspreid is, zoodanig, dat eenigszins langdurige wrijving met een stokje bij groeiende deelen in vele gevallen een kromming ten gevolge heeft. Het hangt er maar van af, hoe krachtig die prikkel moet zijn, om een dergelijke reactie te voorschijn te roepen. Bij kiemplantjes van de haver is een zeer korte aanraking van de coleoptile reeds voldoende, om een kromming teweeg te brengen; het behoeft wel geen betoog, dat men met deze eigenschap ter dege rekening moet houden, wanneer men proeven neemt met haverplantjes over krommingen, die optreden ten gevolge van welke andere prikkels ook.

Tot de meer gespecialiseerde vormen van contactgevoelige deelen behooren de tentakels van de zonnedauw, *Drosera*. Het vermogen tot insectivorie werd vroeger reeds behandeld en toen ook vermeld, dat de tentakels zich krommen, wanneer zij aangeraakt worden. Thans kan daaraan toegevoegd worden, dat de kromming wordt uitgevoerd door de basis van de tentakels en dat deze op groei berust. Niet alleen, dat directe aanraking van een tentakel die kromming ten gevolge heeft, maar men kan een reactie ook teweeg brengen door alleen de middelste korte tentakels van het blad aan te raken, waarna men a.h.w. van daar uitstralend ziet, hoe allengs alle tentakels zich naar binnen buigen, beginnende met de middelste en vervolgens zich voortplantende naar den rand van het blad toe; in verband hiermee is het ook opmerkelijk, dat nu de kromming aan de basis van elke tentakel begint.

Niet alleen aanraking, maar ook andere prikkels kunnen kromming van deze tentakels ten gevolge hebben, het sterkste wel chemische, die zelfs een veel krachtiger uitwerking hebben dan mechanische prikkels. Die chemische stoffen behoeven volstrekt niet altijd voedingsstoffen te zijn, zelfs vergiften, zooals $HgCl_2$ werken, zoo.

De bewegingen van *Dionaea* werden vroeger reeds genoemd; zij verschillen in zooverre van die van *Drosera* dat zij niet op groei berusten, maar op turgorveranderingen in de middelnerf, die dus vrijgemaakt worden door aanraking van de vroeger reeds genoemde borstels op de bladvlakte.

Wanneer men echter van contactprikkels spreekt, denkt men in de eerste plaats aan de *ranken*. Wij vinden die, zooals in de morphologie reeds gezegd werd, in allerlei vormen; het kunnen, zooals bij *Vanilla*, gemetamorphoseerde wortels zijn, of, zooals bij den wijnstok en den wilden wingerd, gemetamorphoseerde spruiten, of eindelijk, zooals bij de erwt, gemetamorphoseerde bladen. In dat laatste geval kan alleen de bladsteel ranken, zooals bij de O. I. kers, of alleen de bladtop, zooals bij *Gloriosa*, enz. Ik herinner verder ook aan de vroeger reeds behandelde hechtranken van den wilden wingerd, die zich bij aanraking met hun top verbreeden tot een hechtschijfje, waarmee zij zich aan het substraat vasthechten; aan de haakranken van *Uncaria*, die zich na aanraking verdikken en die daarbij verhouten; aan de klauwranken van *Bignonia*, waarvan men zeggen kan, dat zij voorzien zijn van inrichtingen, met behulp waarvan zij een steunsel grijpen kunnen, enz.

De gevoeligste ranken vindt men wel bij de plantenfamilies der *Cucurbitaceae* en der *Passifloraceae;* daartegenover staan dan zoo weinig gevoelige als die van den wijnstok of van *Smilax,* of de weinig gevoelige bladstelen van *Clematis, Tropaeolum* en *Corydalis*. Verschillende van deze ranken zijn alzijdig, dus rondom prikkelbaar, zooals die van den wijnstok, van *Cissus* of *Cobaea;* maar daar staan andere tegenover, die een sterk gelocaliseerde prikkelbaarheid bezitten, die dus het meest gespecialiseerd zijn.

Het verdient aanbeveling, om een van deze laatste ranken iets meer in bizonderheden te bespreken, ten deele, omdat zij het beste onderzocht zijn en het snelst reageeren, ten deele ook, omdat alle eigenaardigheden der ranken bij hen het duidelijkst uitgesproken zijn waar te nemen; als zoodanig kan men dan gebruik maken van de ranken van sommige komkommerachtige gewassen, *Cucurbitaceae,* b.v. van *Cyclanthera explodens* of van *Sicyos angulata*.

Nemen wij de laatste plant en beschouwen wij de rank in knoptoestand (zie fig. 200 rechts), dan zien wij, dat zij op de wijze van een horlogeveer naar binnen is opgerold; dit berust op sterkeren groei van de onderzijde. Die *hyponastie* heeft niets met contactprikkels te maken; zij wordt in een volgende § uitvoeriger behandeld evenals het verschijnsel, dat de rank zich

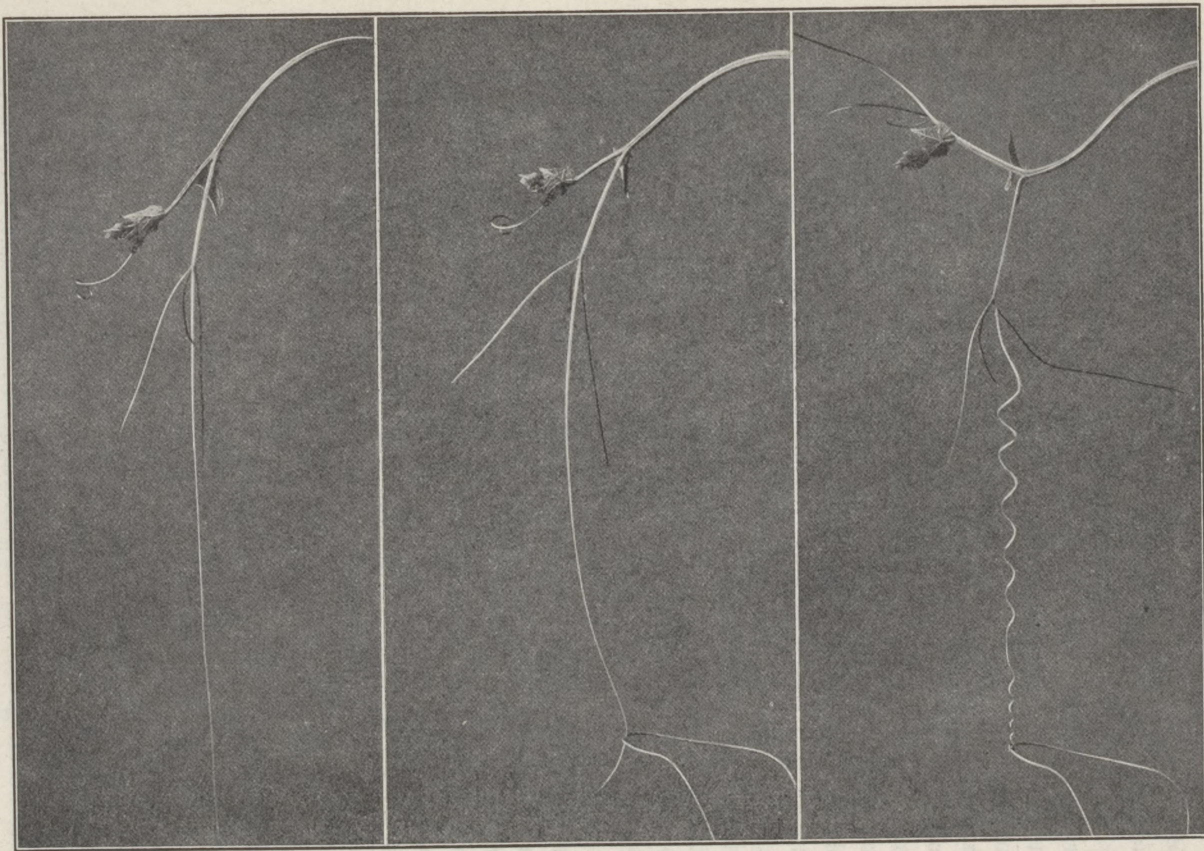


Fig. 200. Spruit van Sicyos angulata. Links ziet men eenige jonge ranken, die hyponastisch opgerold zijn, terwijl een oudere rank verticaal naar beneden gericht is. Deze rank werd met een koperdraad geprikkeld en had na 1 uur den stand van de middelste figuur; na 12 uur was ook de kurkertrekkervormige opwinding met keerpunt waar te nemen (rechts). De jonge ranken blijken nu ten deele epinastisch ontrold, terwijl de spruit zich geotropisch opgericht heeft.

gaat ontrollen na den knoptoestand, welk verschijnsel men met den naam van *epinastie* bestempelt, waarbij ook dit weer op sterkeren groei van den eenen kant berust.

De rank is nu bijna recht, alleen de top is even gekromd en die rank voert thans een *roteerende nutatie* uit, waarbij de top in een langzaam opstijgende spiraal wordt voortbewogen; dit geschiedt, omdat een groeizone langzamerhand om de rank heen loopt en wel met groote regelmaat. Zooals vroeger reeds gezegd werd, is deze roteerende nutatie te beschouwen als een regelmatig geworden circumnutatie, dus als een spontane beweging. De rank wordt daardoor in staat gesteld met een steunsel in aanraking te komen; men heeft hier wel eens van zoekbewegingen gesproken.

Wordt zulk een rank nu een kort oogenblik aan de onderzijde met een vast voorwerp aangeraakt (fig. 200 in het midden), dan vindt een verlenging van de bovenzijde plaats, die door een verlenging van den onderkant gevolgd wordt; dus eerst een kromming en daarna weer een rechtstrekking. Deze bewegingen gaan zoo snel, vooral de eerste, dat zij gemakkelijk met het bloote oog te volgen zijn, ten minste wanneer de temperatuur en de vochtigheidstoestand gunstig zijn. Zelfs wanneer dat vaste voorwerp een dun haar is, is de beweging nog waar te nemen.

Hoewel ook chemische prikkels, zooals NH_3 of $CHCl_3$ een soortgelijk gevolg kunnen hebben, zoo ook plotselinge temperaruursverhooging, vindt overigens een dergelijke kromming alleen plaats, wanneer de rank in aanraking komt met *vaste* voorwerpen, die een eenigszins oneffen oppervlak bezitten. Begieten met vloeistoffen, zelfs met kwik, heeft geen enkel gevolg. Zoo kan men de rank ook aanvatten met behulp van gelatine, die zeer veel water bevat; dat middel wordt toegepast, wanneer men manipulaties met ranken wil uitvoeren, zonder dat deze zich daarbij krommen. Men neemt dan pincetten, waarvan de punten bedekt zijn met een dikke laag gelatine, die ongeveer 85—90 % water bevat.

Men krijgt dus den indruk, dat alleen dan een reactie kan optreden, wanneer bepaalde punten van het oppervlak van de rank, die een beperkte afmeting bezitten, gelijktijdig of snel na elkaar een stoot of een trekking ondervinden. Men zal daarbij dus moeten denken aan vormveranderingen, die de epidermis-

cellen van de rank ondergaan. Het is inderdaad gelukt bij deze zeer gevoelige ranken iets te vinden, dat men als gevoelszintuig heeft bestempeld. Dat zijn dunnere plekken in den buitencelwand van de epidermis, die men wel *voelstippels* heeft genoemd. Het is te begrijpen, dat een zeer geringe drukking een vormverandering van een dergelijke stippel en dus ook van het protoplasma, dat zich daarin bevindt, zal teweeg brengen. Nog merkwaardiger zijn die eenzijdige stippels in den buitenwand van opperhuidscellen van ranken van *Cucurbitaceae*, waar in het stippelkanaal een klein kristalletje van calciumoxalaat gelegen is, dat door zijn kantige hoeken, bij verplaatsing, den prikkel vermoedelijk doet toenemen.

Hoewel uit het bovenstaande opgemaakt zou kunnen worden, dat alleen de onderkant van de ranken van *Sicyos angulata* gevoelig is voor contactprikkels, blijkt dit niet geheel juist te zijn. Wel is waar ziet men niets gebeuren, wanneer men alleen den bovenkant prikkelt, maar het wordt anders, wanneer boven- en onderkant te gelijker tijd geprikkeld worden. In dat geval toch kromt de rank zich in het geheel niet; of ook, wanneer de geheele onderkant geprikkeld wordt en alleen een deel van den bovenkant, kromt de rank zich, behalve daar, waar de bovenkant geprikkeld werd. Dus ook de bovenzijde is gevoelig voor contactprikkels, zij het ook, dat zij eenigszins anders daarop reageert dan de onderkant.

Men kan gemakkelijk aantoonen, dat zulk een rank alleen prikkelbaar is, zoolang de groei duurt; het is een groeibeweging. Toch kan men hier bewijzen, dat de groei voorafgegaan wordt door een verandering van den turgor. Immers, wanneer een rank, die zich begint te krommen, onder de luchtpomp met water wordt geïnjicieerd, wordt de kromming dadelijk veel sterker en omgekeerd kan een beginnende kromming bij plasmolyse in een 10 % KNO_3-oplossing geheel verdwijnen.

Wanneer de rank in aanraking komt met een vast steunsel van eenigszins aanzienlijke afmeting, dan zal de prikkeling natuurlijk reeds dadelijk bij den aanvang sterker zijn. Kromt de rank zich nu, dan komen voortdurend meer punten in aanraking met het steunsel en er vindt een nieuwe prikkeling plaats. Wanneer later de rechtstrekking begint, zal dit vooral in het topdeel geschieden; dit maakt zich dus weer los en daardoor kan het

meer basale deel langs het steunsel worden verschoven; dit duurt zoolang, totdat alles geheel door groei gefixeerd is.

Wanneer men het rechter deel van fig. 200 beschouwt, zal men hetgeen hierboven gezegd werd, nader bevestigd zien; maar men neemt daar nog iets anders waar. Zoodra namelijk een rank zich met haar top vast om een steunsel heen gewonden heeft, ziet men, dat het gedeelte van de rank tusschen haar basis en het steunsel zich kurkertrekkervormig gaat opwinden, wat gepaard gaat met een verkorting, ten gevolge waarvan de geheele stengel van de klimplant vaster naar het steunsel toe getrokken wordt. Het behoeft wel haast geen betoog, dat een dergelijke kurketrekkervormige opwinding van een rank, die aan twee uiteinden vast zit, niet mogelijk is zonder keerpunten; men vindt daarvan dan ook altijd minstens één, soms ook wel meer, maar dan steeds een oneven aantal; ook deze opwinding is een verschijnsel van groei.

Eindelijk vindt er in het inwendige weefsel van de rank nog verhouting en sklerenchymvorming plaats, iets wat uitblijft, wanneer de rank geen steunsel heeft gevonden. Krommingen treden dan ten slotte toch op, maar het behoeft wel niet gezegd te worden, dat deze voor het leven van de plant van geen beteekenis kunnen zijn.

§ 38. Bewegingen van slingerplanten.

Elke leek weet, wat men onder *slingerplanten* of planten met *windende stengels* verstaat. Dit immers zijn planten, wier stengels niet genoeg stevigheid bezitten, om zich uit eigen kracht omhoog te heffen, maar die dit doen, door gebruik te maken van stengels van andere planten, die zij met behulp van slangvormige bewegingen omwinden; daarbij is dan somtijds nog de aanwezigheid van borstels, haren, haken, enz. behulpzaam, om de verbinding met het steunsel vaster te maken. Dat die verbinding uiterst vast kan zijn, weet ieder, die wel eens gelet heeft op oude kamperfoelieplanten, die stengels van boomen omwonden, en die daar zoodanig mee vergroeid kunnen zijn, dat zij door den diktegroei van den boom diep in dien stengel ingedrongen schijnen te zijn. Wanneer men het woord *liaan* gebruikt, wordt daarbij ook gewoonlijk in de eerste plaats aan slingerplanten

gedacht, ofschoon wij den term vroeger in ruimeren zin gebruikt hebben voor *alle* klimplanten met houtige stengels.

De meeste planten zijn *linkswindend*, d.w.z. wanneer men boven op den top van de slingerplant kijkt, beschrijft deze een beweging tegengesteld aan die van de wijzers van een uurwerk; men kan het ook anders uitdrukken en wel zoo, dat men zich voorstelt, dat men langs den stengel van de slingerplant naar boven klimt; dan heeft men het steunsel in dit geval steeds aan de linkerhand. Of eindelijk, wanneer men een linkswindende plant voor zich heeft, ziet men den stengel aan den voorkant van het steunsel van links onder naar rechts boven gaan. Omgekeerd voeren dus de stengels van *rechts windende* planten bewegingen uit, die van boven gezien in dezelfde richting gaan als de wijzers van een uurwerk en zoo zullen ook de overige kenmerken juist omgekeerd zijn aan die van de links windende stengels.

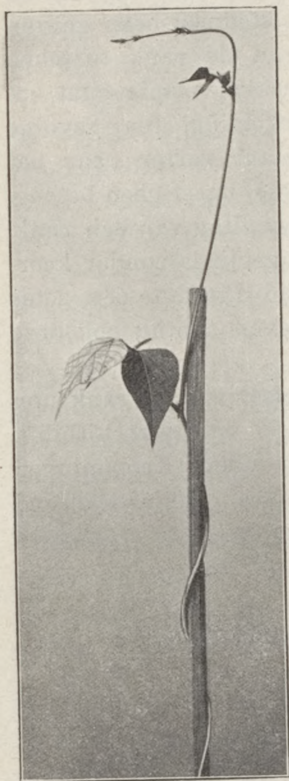


Fig. 201. Linkswindende stengel van een boon, waarvan de bovenste top vrij in de ruimte slingert, terwijl het ondereinde aangedrukt is tegen het steunsel en daarbij duidelijk getordeerd is.

De meeste stengels zijn links windend; rechts windend zijn bij ons de hop, *Humulus Lupulus*, de kamperfoelie, *Lonicera Periclymenum* en de zwaluwtong *Polygonum Convolvulus;* afbeeldingen van links en rechts windende stengels vindt men in de fig. 201 en 202. Planten, die nu eens rechts en dan weer links winden, zijn zeer zeldzaam; men noemt als voorbeelden *Bowiea volubilis, Loasa lateritia* en een plant, die slechts onder zeer bizondere omstandigheden slingert, namelijk het bitterzoet, *Solanum Dulcamara.*

In jongen toestand is de stengel van een slingerplant gewoonlijk geheel recht, ten gevolge van negatieve geotropie; zoolang dit het geval is, kan er van windende bewegingen nog geen sprake zijn.

Later echter buigt de top zich om en men ziet dien dan ook bij windende stengels vrij wel horizontaal staan; die top kan opgevat worden als te zijn transversaal geotropisch. Beschouwt men nu dezen top nauwkeurig, dan ziet men, dat hij in een langzaam opstijgende spiraal wordt bewogen, zoodat men een oogenblik den indruk krijgt, alsof hier geheel hetzelfde te vinden ware als bij de roteerende nutatie der ranken. Toch zal zoo dadelijk blijken, dat dit niet zoo is; maar eerst moet nog even opgemerkt worden, dat deze beweging tot stand komt, onafhankelijk van de aanwezigheid van eenig steunsel.



Fig. 202. Rechtswindende slingerplant, Humulus japonicus.

Keert men een stengel van een slingerende plant om, dan gaan de windingen in tegenovergestelde richting, zoodat dan ook een stengel, die om een steunsel heen gewonden was, zich weer los maakt, voor zoover de stengel nog groeien kan (zie figuur 203). Dat voert reeds tot het vermoeden, dat de zwaartekracht iets met deze bewegingen te maken heeft, wat nader bevestigd wordt door het gedrag van windende stengels op den klinostaat, waar de windingen hetzij in het geheel niet tot stand komen, of zeer verzwakt tot uiting komen.

Het zal wel duidelijk zijn dat, waar gebleken is, dat deze bewegingen op groei berusten, er slechts één verklaring mogelijk is; er moet namelijk telkens een overlangsche zone van den stengel, wat den groei betreft, versneld worden, en deze zone moet langzaam rondom den stengel heen loopen. Wanneer dit geschiedt, dan is een mechanische noodzakelijkheid, dat de stengel daarbij in tegenovergestelde richting om zijn eigen as wordt gedraaid, daar anders torsie zou optreden, en dit laatste geschiedt niet. Men kan trouwens het verschijnsel gemakkelijk waarnemen aan een model, dat men van een caoutchoucbuis kan maken, waarvan men den top iets bezwaard heeft en die men dan in een cirkel laat ronddraaien.

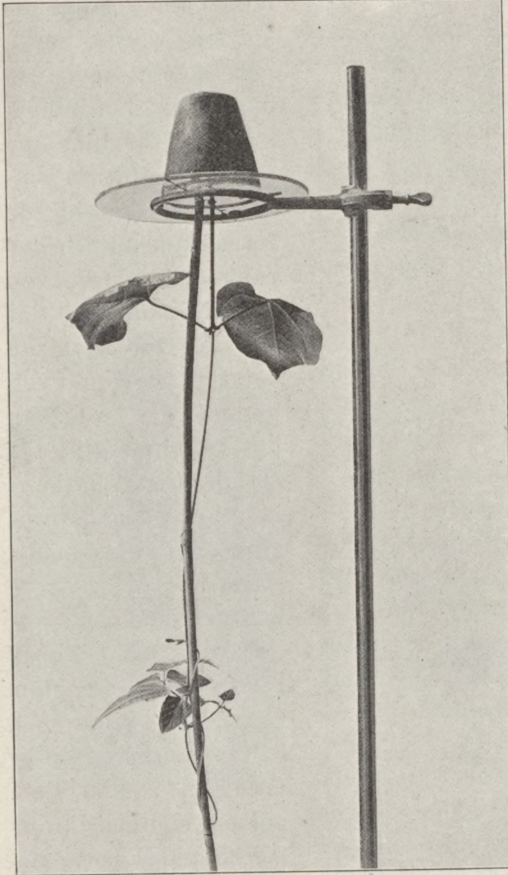


Fig. 203. Slingerende boonenplant, die omgekeerd geplaatst is, tengevolge waarvan de top zich heeft losgemaakt van het steunsel en in omgekeerde richting is gaan groeien.

Overigens bestaat niet bij alle onderzoekers dezelfde voorstelling omtrent de oorzaak van het verschijnsel. Sommigen meenen, dat men hier met een werking van de zwaartekracht te doen heeft, die dus bestaan zou in de bevordering van den groei van een zijkant van den stengel; dit wordt dan aangeduid met den naam *lateraalgeotropie*.

Anderen meenen, dat de stengels een soort van roteerende nutatie zouden vertoonen, die dan echter in zooverre den invloed van de zwaartekracht zou ondervinden, als de snelheid, waarmee de sterkst groeiende zone rondom den stengel loopt, daardoor geregeld zou worden.

Volgens de eerste voorstelling zou de bovengenoemde draaiing om de as van den stengel ten gevolge hebben, dat steeds weer nieuwe deelen in den prikkelstand zouden komen te staan.

Is er nu geen steunsel, dan verdwijnen de slingeringen weer en de stengel wordt recht door negatieve geotropie. Neemt men dus de eerste van de twee bovengenoemde voorstellingen als juist aan, dan moet men zeggen, dat de stengels van een slingerende plant eerst transversaal geotropisch zijn, daarna lateraal geotropisch en ten slotte negatief geotropisch. In verband met de eenigszins gewijzigde voorstelling, die ook verdedigd is, leek het echter beter, deze bewegingen niet in § 34 te behandelen samen met geotropie, maar pas nadat over circumnutatie en over roteerende nutatie gesproken was.

Men zal zich nu gemakkelijk kunnen begrijpen, wat er gebeurt, wanneer een stengel van een windende plant wel een steunsel vindt. Dan zal de slingerende beweging rondom dit steunsel plaats hebben en de stengel legt zich dus in groote windingen om het steunsel heen, mits dit verticaal staat of ten minste niet te ver uit den verticalen stand afwijkt. Daarna zal de negatieve geotropie trachten die windingen te doen verdwijnen; maar dat kan nu niet gelukken wegens de aanwezigheid van het steunsel en het eenige, dat men zal zien gebeuren, is, dat de stengel vast tegen het steunsel aangedrukt wordt. Daarbij *moet* die stengel getordeerd worden, zooals ook weer aan een model duidelijk te maken is. Dat de torsie optreedt is gemakkelijk aan een willekeurige slingerplant te zien, wanneer men op den stengel met O. I. inkt een overlangsche streep heeft getrokken, die men later om den stengel vindt heenloopen. Dikwijls is het zelfs niet eens noodig een dergelijke inktstreep aan te brengen; wanneer namelijk de stengel van de slingerplant kantig is, ziet men die kanten later om den stengel heen loopen, zooals b.v. bij de hop (zie ook fig. 201).

Ten slotte kan nog opgemerkt worden, dat het gemakkelijk omwinden van een steunsel door stengels van slingerplanten

dikwijls in de hand wordt gewerkt, doordat de bladen zich heel laat ontwikkelen, pas nadat de stengel tegen het steunsel is aangedrukt.

Het zal goed zijn, zich nog eens duidelijk voor oogen te stellen, dat er tusschen de bewegingen van ranken en die van slingerende stengels een essentieel onderscheid bestaat: een stengel van een slingerplant slingert steeds, ook zonder steunsel, een rank kromt zich alleen na aanraking met een vast voorwerp. Daaraan verandert het feit niets, dat stengels van slingerplanten ook gevoelig kunnen zijn voor contactprikkels.

§ 39. Nastieën.

Er zijn een zeker aantal gevallen van krommingsbewegingen bij planten bekend geworden, waar die krommingen niet gericht worden door uitwendige krachten, maar waar zij, ook zelfs dan, wanneer uitwendige prikkels er op inwerken, geheel afhankelijk zijn van den aard van het orgaan, dat ze uitvoert. Wellicht is deze definitie eenigszins onduidelijk, zoolang geen nadere voorbeelden besproken zijn, daarom zullen dadelijk die voorbeelden behandeld worden.

Het eerst werden autonome krommingen beschreven, die met de namen *epinastie* en *hyponastie* bestempeld worden. Epinastie is het verschijnsel, dat de bovenzijde van een dorsiventraal deel sterker groeit dan de onderkant, bij hyponastie groeit de onderzijde sterker. Er zal dus een kromming moeten resulteeren, of een reeds bestaande kromming zal terug kunnen gaan.

De meeste bladen zijn in den knop hyponastisch, waardoor zij om het vegetatiepunt van den stengel heengebogen zijn, terwijl zij later epinastisch worden, ten gevolge waarvan de knop zich ontplooit; het opvallendste ziet men deze verschijnselen bij varens, zooals in fig. 204 duidelijk is waar te nemen. In een vorige § werd er reeds op gewezen, dat de ranken der *Cucurbitaceae* in den knoptoestand hyponastisch zijn, dat zij zich daarna ontrollen door epinastie, terwijl er thans nog aan kan worden toegevoegd, dat die epinastie nog verder gaat bij zulke ranken, die geen steunsel hebben gevonden, ten gevolge waarvan zij zich dan nog verder oprollen. Ook bloemstelen en zelfs geheele spruiten, zooals die van *Atropa Belladonna,* kunnen deze bewegingen zeer duidelijk vertoonen.

De vraag is natuurlijk, hoe men zulke bewegingsverschijnselen zal kunnen herkennen naast de geotropische en de phototropische. Men zou meenen, dat men de laatstgenoemde gemakkelijk kan buitensluiten, door in het donker te onderzoeken; maar dat gaat

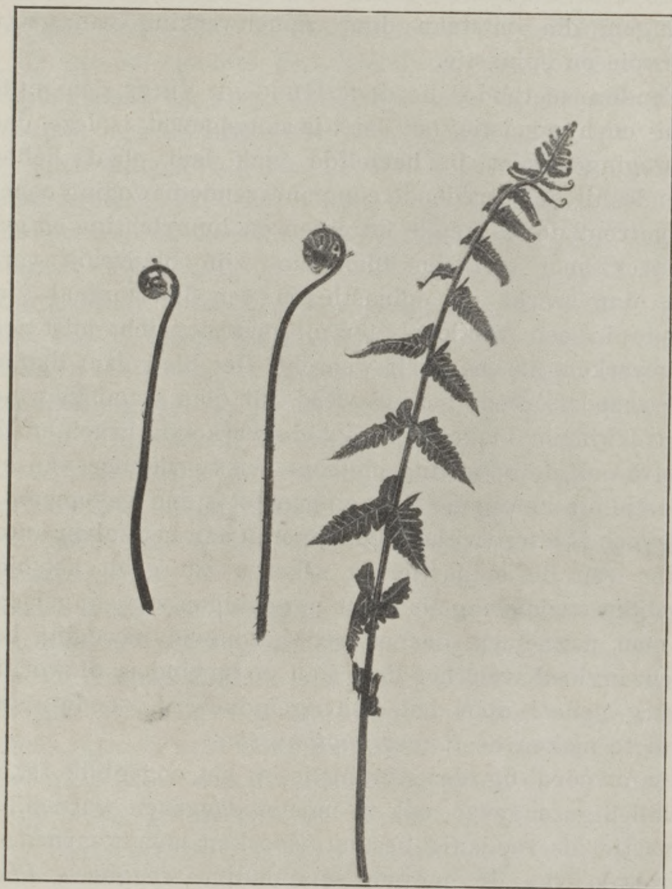


Fig. 204. Jonge varenbladen, om de hyponastische opwinding en latere epinastische ontplooiing te doen zien.

dikwijls niet, omdat in het donker die epinastische bewegingen niet of nauwelijks tot uiting komen. Vele knoppen ontplooien zich dus in het donker niet, een verschijnsel, waarop zoo dadelijk nader zal worden teruggekomen. Daar komt nog de moeilijkheid bij, dat dorsiventrale deelen dikwijls aan de twee kanten niet in

gelijke mate gevoelig zijn voor uitwendige richtende krachten, m.a.w. een dergelijk deel zal op een klinostaat met horizontale as, toch geotropische krommingen uitvoeren. Vroeger werd daar reeds op gewezen, maar het behoeft wel geen betoog, dat dit zeer veel bezwaren oplevert voor een analyse van zulke bewegingen, die ontstaan door samenwerking van geotropie, phototropie en epinastie.

Een andere methode, die door Hugo de Vries, den ontdekker van epi- en hyponastie, het eerst is aangegeven, is deze, dat men de bewegingen niet in hetzelfde vlak laat plaats hebben en zoodoende uit de optredende componeerende beweging conclusies trekt omtrent de werkende krachten en hun richting en grootte. Wanneer men b.v. een blad met zijn bladschijf verticaal plaatst, dan werkt de epinastie in een horizontaal vlak, de geotropie in een verticaal, terwijl men het licht juist zoo kan laten inwerken, als men zelf wenscht. Het blad gaat dan schuin staan en, zooals reeds gezegd werd, uit dien stand kan men nu gevolgtrekkingen maken omtrent de werkende krachten. Zoo is ten slotte ook de opvatting omtrent het voorkomen van epi- en hyponastie als autonome bewegingen tot stand gekomen.

Maar men is later twijfel gaan opperen aan het zuiver autonome karakter van de epinastie. In zekeren zin geldt het hier een soortgelijke strijdvraag als bij de bewegingen van slingerplanten; moet men aannemen, dat er een autonome beweging bestaat, die den invloed van het licht kan ondervinden, of wordt deze beweging geheel door het licht geïnduceerd, zoodat men uitsluitend te maken heeft met *photonastie?*

Het antwoord op deze vraag is op het oogenblik zeker nog niet volledig te geven, ook al moet toegegeven worden, dat de photonastie als zoodanig bestaat. Zoo kan men waarnemen, dat bladrozetten van de gewone smalbladige weegbree, *Plantago lanceolata,* of van de reigersbek, *Erodium cicutarium,* die in de schaduw staan en zich ook in de schaduw ontwikkeld hebben, vrij steil naar boven gerichte bladen bezitten, terwijl daarentegen zulke rozetten, die zich in de volle zon hebben ontwikkeld, met hun bladen plat tegen den grond zijn aangedrukt; dat kan in zoodanige mate het geval zijn, dat de bladen, wanneer de plant uit den grond wordt genomen, achteruit slaan, zoodat zij schuin naar beneden gekeerd worden. In de vrije natuur kan men het

verschijnsel dikwijls constateeren, door vergelijking van planten, die tusschen hoog gras groeien met andere, die op open plekken worden aangetroffen; daarbij moet dan echter steeds in het oog worden gehouden, dat het hier gaat om groeibewegingen, dat het dus altijd de vraag is, hoe de omstandigheden waren op het tijdstip, dat de bladen van die planten nog groeiden.

Bij de gewone paarse doovenetel, *Lamium purpureum*, doet zich het eigenaardige verschijnsel voor, dat de stengels vroeg in het voorjaar liggend zijn, alleen met hun top eenigszins opgericht, terwijl daarentegen midden in den zomer de stengels recht overeind groeien. Proeven hebben doen zien, dat men hier met een invloed van de temperatuur te maken heeft, zoodat men het verschijnsel willekeurig kan opwekken door verandering van die temperatuur. Vroeger verklaarde men dit nu zoo, dat men aannam, dat de negatieve geotropie bij lage temperatuur niet tot uiting zou komen, terwijl men thans meer geneigd is, om te veronderstellen, dat de photonastie hier bij lagere temperatuur sterker tot uiting komt dan bij hoogere.

De bespreking van dit verschijnsel voert er als van zelf toe, te handelen over die gevallen, waar de temperatuur als zoodanig invloed heeft op de nastie, zoodat men dan ook spreekt van *thermonastie*.

Iedereen heeft wel eens gevallen van thermonastie gezien; immers, men kan het waarnemen, wanneer bloemen in het vroege voorjaar in warme kamers gebracht worden en wanneer zij zich dan in korten tijd openen; het is goed te zien bij *Crocus*, tulp, vogelmelk, tyloos, enz. Door metingen kan men aantoonen, dat het hier zeer zeker een groeibeweging geldt, die dus niet meer tot stand komt, als eenmaal de bloemen volwassen zijn. *Crocus*-bloemen openen zich bij een temperatuursverschil van 15° C. reeds in enkele minuten, maar zij zijn zelfs gevoelig voor een temperatuursverschil van $^1/_2$°, terwijl daarentegen de bloemen van de tulp pas reageeren bij een temperatuursverschil van 2—3° C.

Naast de thermonastische bewegingen vertoonen deze bloemen nu ook nog *nyctinastie*, d.w.z., wanneer men ze bij constante temperatuur houdt, openen zij zich in het licht en sluiten zij zich in het donker. Over deze nyctinastie zal zoo dadelijk uitvoeriger gehandeld worden, nu volsta het volgende.

Bloemen van sommige *Cacteae*, bloemhoofdjes van het madeliefje

(Bellis perennis), de paardebloem *(Taraxacum officinale)*, enz. sluiten zich des avonds en openen zich des morgens, maar wanneer men ze in het donker houdt, vertoont zich een nawerking, die zich hierin uit, dat nu ook in het donker de bloemhoofdjes 's morgens open gaan en zich 's avonds sluiten. Daarbij wordt de amplitudo van de beweging echter voortdurend kleiner, totdat zij overgaan in een toestand van *verstijving*, waaruit zij door licht weer worden opgewekt (mits de verduistering niet te lang heeft geduurd). Omgekeerd zal men hetzelfde zien gebeuren in continu licht, terwijl dan juist onttrekking van licht de aanleiding is, dat de toestand van verstijving verdwijnt.

Voordat wij nu verder spreken over deze nyctinastische verschijnselen zal het goed zijn, eens even de gewrichten te behandelen, die daarbij zulk een groote rol kunnen spelen. Hetgeen tot nu toe omtrent thermo- en nyctinastie besproken werd, is namelijk min of meer als uitzondering te beschouwen; meestal komt de beweging niet door ongelijken groei tot stand, maar is zij toe te schrijven aan een verandering van den turgor aan twee kanten van een orgaan, dat reeds uitwendig zichtbaar is door zijn afwijkenden vorm. Het is gewoonlijk de basis of de top van den bladsteel van een blad en in het bizonder van een samengesteld blad en van de blaadjes daarvan, dat als *gewricht* ontwikkeld is; zoo treft men het in het bizonder aan bij de families der *Leguminosae* en der *Oxalidaceae*, maar ook bij de *Marantaceae* en nog wel bij andere families. Ook stengels kunnen gewrichten vertoonen, hetzij aan de basis of aan den top van het internodium; wij spraken daarover reeds bij de geotropie. Die stengelgewrichten spelen trouwens bij de geotropie de grootste rol; bij *die* gewrichten is dan meestal ook veel meer sprake van groei dan van turgorverandering.

Bij de echte bladgewrichten ziet men gewoonlijk, dat de anatomische bouw veranderingen heeft ondergaan; de vaatbundels en daarmee ook de mechanische elementen zijn naar het centrum van het gewricht verschoven en ten gevolge daarvan is het gewricht zeer buigzaam geworden. Stevigheid kan zulk een gewricht dan ook alleen krijgen door zijn turgor en wanneer men dezen opheft, ziet men het slap worden; het is dus ook te begrijpen, dat, wanneer de turgor aan twee kanten van zulk een gewricht verschillend van grootte is, er krommingen moeten optreden.

Nyctinastische bewegingen treden nu het meest opvallend op bij planten met duidelijke bladgewrichten, vooral bij *Leguminosae* en bij *Oxalidaceae.* Hier is de stand van de blaadjes gewoonlijk geheel verschillend overdag en 's nachts. Heel in het algemeen kan men zeggen, dat die blaadjes des nachts een min of meer verticalen stand aannemen, terwijl zij overdag horizontaal uitgespreid zijn. Dat laatste is dikwijls niet geheel waar, omdat zulke bladen ook photonastische bewegingen uitvoeren, waarvan de sterkte afhankelijk is van de lichtsterkte, maar zij schommelen dan toch om een stand heen, die min of meer horizontaal genoemd kan worden.

Darwin, die een uitvoerig onderzoek heeft uitgevoerd omtrent die verschijnselen van *plantenslaap*, zooals de nyctinastische bewegingen ook genoemd worden, meende dat de verticale stand van de blaadjes gedurende den nacht ten gevolge zou hebben een vermindering van de uitstraling, dus een geringere afkoeling en dientengevolge minder kans op schade door nachtvorsten. Men kan dit wellicht toegeven, maar daarbij toch opmerken, dat de groote meerderheid van de planten met slapende bladen in de tropen voorkomen, waar van kans op nachtvorsten geen sprake is. Anderen meenen weer, dat die geringere afkoeling de dauwvorming zou verminderen en dus de verdamping zou doen toenemen; dat zulke slapende bladen hun stomata 's nachts niet zouden sluiten, zooals beweerd is, blijkt onjuist te zijn. Men zal goed doen, voorloopig de vraag naar de beteekenis van die nyctinastische bewegingen voor de plant buiten beschouwing te laten.

Een paar voorbeelden zullen doen zien, dat, al is ook het algemeene principe bij deze bewegingen overal hetzelfde, toch de wijze van uitvoering zeer verschillend kan zijn. Bij de gewone klaverzuring zijn de drie blaadjes van het drietallige blad overdag horizontaal uitgespreid. Des avonds zakken de blaadjes zoodanig, dat zij met hun onderkanten tegen elkaar komen te liggen, waarbij zij dus ook om hun middelnerf eenigszins gevouwen moeten worden; fig. 205 en 206 illustreeren het gezegde.

Bij de gewone roode klaver zijn ook drietallige blaadjes te vinden, toch wordt de beweging op geheel andere wijze uitgevoerd. Twee van de drie blaadjes gaan verticaal staan en leggen zich met hun rugzijden tegen elkaar aan, het derde legt zich



Fig. 205. Klaverzuring in dagstand.

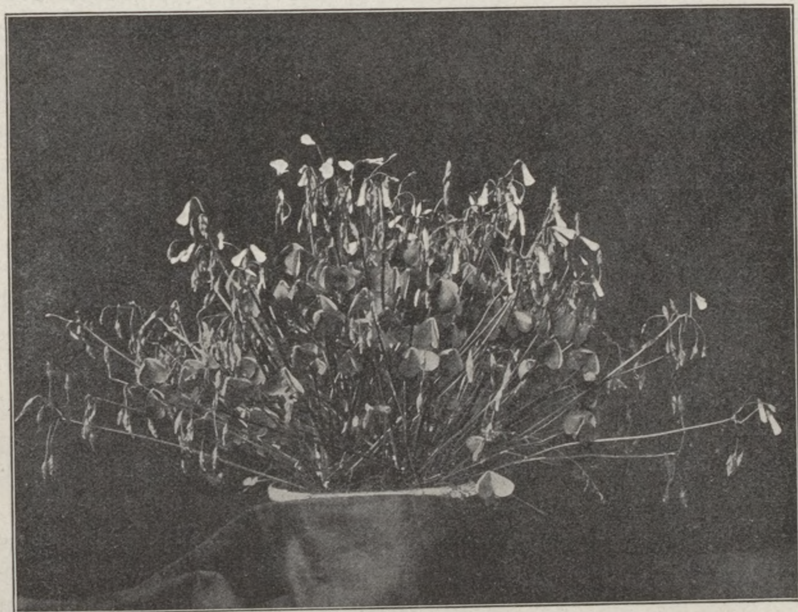


Fig. 206. Klaverzuring in slaapstand; zoowel de bladen als de bloemen slapen.


Fig. 207. Pithecolobium Saman in dagstand.

over die twee heen en klept om de middelnerf samen, zoodat het een soort van kapje over de beide andere blaadjes vormt. Het is dus te begrijpen, dat de planten van het geslacht *Trifolium* er in slapenden toestand geheel anders uitzien dan overdag.

Nog veel opvallender verschil vindt men bij *Pithecolobium Saman,* een boom uit tropisch Amerika, die echter tegenwoordig overal in de tropen gekweekt wordt. Zooals fig. 207 en 208 doen zien, gaan hier niet alleen de blaadjes van de tweede orde tegen elkaar aan liggen, terwijl zij een verticalen stand aannemen, maar de gewrichten van de blaadjes van de eerste orde buigen zich naar beneden en te gelijker tijd heffen zich de gewrichten van den algemeenen bladsteel op, zoodat de geheele bladen een beweging naar boven uitvoeren; een *Pithecolobium*boom ziet er dan ook 's avonds heel anders uit dan overdag.


Fig. 208. Pithecolobium Saman in slaapstand

Het is gebleken, dat bij deze nyctinastische bewegingen de turgor in

het gewricht in het algemeen toeneemt, maar meestal aan de bovenzijde meer dan aan den onderkant, zoodat het verschil wel 4—5 atm. kan bedragen. Dat echter de turgor ook aan de onderzijde toeneemt, kan men laten zien, door de bovenzijde van het gewricht weg te snijden, daar de blaadjes zich dan oprichten.

Men heeft proeven met sommige nyctinastische bladen genomen, waarbij men aan het blad een zeer dunne schrijfstift heeft bevestigd, die de bewegingen opschrijft op een beroete draaiende trommel. Op die wijze is men in staat, gedurende langen tijd de bewegingen waar te nemen onder zelf gekozen voorwaarden. Men kan dus gebruik maken van een kunstmatige lichtbron en deze gedurende vooraf bepaalde tijden laten inwerken.

Daarbij is het dan in de eerste plaats mogelijk geweest de amplitudo van de beweging willekeurig te veranderen, door wijziging van de periodes van licht en donker. Het is PFEFFER zelfs gelukt, bij een wisseling van licht en donker telkens na 3 uur, nog eenzelfde 3-urige periode in de bewegingen te vinden; korter schommelingen bleken niet waarneembaar.

Wanneer men planten, die een tijd lang regelmatige nyctinastische bewegingen vertoond hebben, in het donker zet, of ze continu belicht, ziet men de bewegingen zich toch voortzetten, maar met telkens verminderende amplitudo, totdat eindelijk geheele verstijving intreedt en de beweging dus tot stilstand is gekomen; uit deze verstijving kan de beweging dan weer worden opgewekt door het omgekeerde agens te laten inwerken, dus bij duisternis licht en bij continu licht, duisternis.

Het allermerkwaardigste verschijnsel, dat men hierbij waargenomen heeft, is wel hetgeen gezien wordt bij planten van *Phaseolus*, die men van de kieming af bij continu licht of in het donker heeft gehouden en die nu toch slaapbewegingen van hun bladen vertoonen. Men heeft dit op allerlei mystische manieren trachten te verklaren; zoo is er beweerd, dat de planten een soort van herinneringsvermogen zouden bezitten, men sprak van een *mneme*, die hen er toe zou brengen die slaapbewegingen uit te voeren, omdat zij zich zouden herinneren, dat hun ouders aan de wisseling van dag en nacht waren blootgesteld geweest. Dat deze verklaring niet afdoende te noemen is, blijkt reeds daaruit, dat planten uit allerlei streken van de aarde, die dus aan zeer verschillende wisselingen van

dag en nacht waren blootgesteld, zaden opleverden, die, in Midden-Europa uitgezaaid, alle volkomen op dezelfde wijze reageerden. Men denkt tegenwoordig daarom veeleer, dat er andere uitwendige omstandigheden moeten zijn, die een soortgelijke periode als dag en nacht vertoonen en die op de nyctinastische bewegingen kunnen inwerken. Welke die uitwendige factoren zijn, weet men niet; er is gesproken van het electrisch geleidingsvermogen van de lucht, maar het zou denkbaar zijn, dat men hier te maken had met factoren, die ons totnutoe nog geheel en al onbekend zijn.

Tot de planten, die zeer fraaie nyctinastische bewegingen kunnen uitvoeren, behoort ook het kruidje-roer-mij-niet, *Mimosa pudica*, een plantje, dat thuis behoort in Zuid-Amerika, maar dat op het oogenblik in allerlei tropische landen verwilderd wordt aangetroffen, zoodat het b.v. een van de allergewoonste onkruiden van West-Java is. Het is echter niet om de slaapbewegingen, dat hier over deze plant gesproken zal worden, wel om de reacties op een stoot, die men aanduidt met den naam *seismonastie.*

Wanneer men een blad van *Mimosa pudica* nauwkeurig beschouwt, ziet men, dat de bladsteel aan de basis een sterk ontwikkeld gewricht bezit, dat aan den onderkant bezet is met eenige uitstekende borstels. Op den top van dien algemeenen bladsteel zitten een viertal blaadjes, schijnbaar handvormig viertallig, terwijl het blad in werkelijkheid tweejukkig evengevind is. Elk blaadje van de eerste orde is dan weer evengevind, terwijl de bladsteel van de tweede orde in een klein stekeltje uitloopt. Aan de basis van elk blaadje en van elk bladsteeltje zitten gewrichten; de algemeene bladsteel staat in ongeprikkelden toestand schuin naar boven gericht en de blaadjes van de tweede orde hebben een vrijwel horizontalen stand.

Wanneer men nu zeer voorzichtig de borstels aan de onderzijde van het hoofdgewricht aanraakt, ziet men — verondersteld, dat de uitwendige omstandigheden gunstig zijn — het volgende gebeuren. De algemeene bladsteel zakt naar beneden, de blaadjes van de eerste orde gaan daarna naar elkaar toe en ten slotte klappen al de blaadjes van de tweede orde om hun gewrichten zoodanig om, dat zij met hun bovenkanten tegen elkaar komen te liggen, terwijl zij tegelijkertijd een kleinen hoek naar boven

doorloopen. Het verschil in uiterlijk tusschen een plant in rust en een geprikkeld exemplaar is in de figuren 209 en 210 duidelijk weergegeven.

Al die veranderingen ziet men na elkaar plaats hebben, zoodat men duidelijk waarneemt, dat er zich iets in de plant moet verplaatsen. Wordt de prikkel sterker, b.v. doordat men de geheele plant schudt of door er water over heen te gieten, dan



Fig. 209. Plant van Mimosa pudica ongeprikkeld.

gaat alles veel sneller, gewoonlijk zóó snel, dat het moeilijk is, de opvolging van de bewegingen duidelijk waar te nemen. Worden de bovenkant of de zijkanten van het hoofdgewricht zacht geprikkeld, dan gebeurt er in het geheel niets.

Laat men een blad, dat geprikkeld is, aan zichzelf over, dan treedt na eenigen tijd weer de vroegere rusttoestand in en het blad is opnieuw prikkelbaar. Herhaalt men dit echter eenige

malen, dan treedt een toestand van verstijving op, waarbij het blad niet meer gevoelig is, zelfs niet voor zeer sterke prikkels. Die ongevoeligheid kan men ook teweeg brengen door narcotica, b.v. chloroform en aether, of door te hooge temperatuur (boven 40° C.) of door te lage temperatuur (beneden 15° C.), of door watergebrek, of door zuurstofonttrekking. In het algemeen hebben

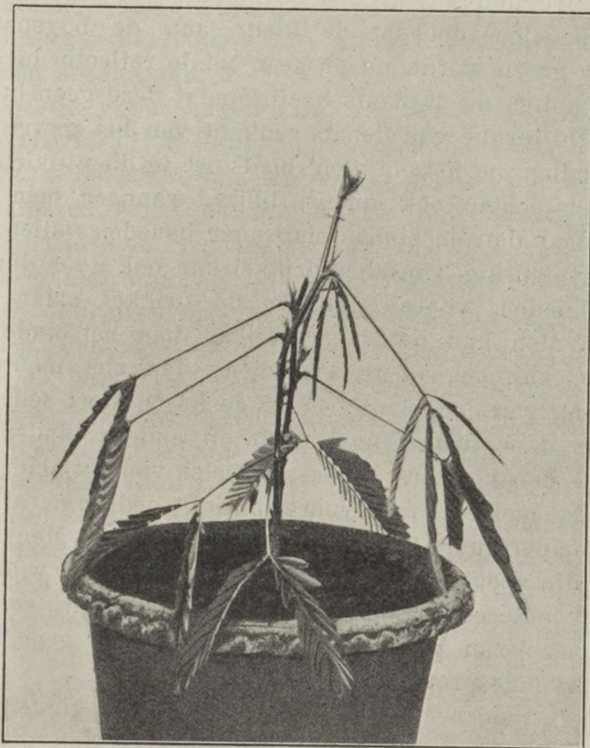


Fig. 210. Dezelfde plant van Mimosa pudica als in fig. 209, na prikkeling door een stoot.

uitwendige omstandigheden, vooral de temperatuur, een grooten invloed op de snelheid, waarmee de bewegingen worden uitgevoerd.

Men kan aan het hoofdgewricht onderzoeken, hoe de beweging wordt uitgevoerd, wanneer men den bovenkant daarvan wegsnijdt. Dan is het blad eerst in het geheel niet prikkelbaar meer, maar langzamerhand keert het reactievermogen terug. Prikkelt men daarna, dan ziet men op de sneevlakte vloeistof-

druppels te voorschijn komen; deze vloeistof is blijkbaar afkomstig uit de cellen van den onderkant. Met die uitstooting gaat gepaard een verdwijning van den turgor, zoodat het gewricht slap wordt.

Bij de intacte plant gebeurt met den onderkant van het gewricht precies hetzelfde, maar het uitgestooten water komt nu in de intercellulaire holten van den bovenkant terecht; men kan dit gemakkelijk zien, doordat de kleur aan de bovenzijde veel donkerder groen wordt, nu er geen totale reflectie in de intercellueaire holten meer plaats heeft, omdat deze geen lucht meer bevatten. De turgor van den bovenkant van het gewricht helpt dan bovendien mede, om den bladsteel te doen dalen; dat de slapheid er echter ook nu is, blijkt, wanneer men de plant omkeert, daar dan de bladen slap naar beneden vallen.

De voortplanting van den prikkel kan ook door den stengel heen geschieden, vooral wanneer de prikkel maar krachtig genoeg is. Men kan dat b.v. bereiken door het einde van een blad af te knippen, of te schroeien; dan ziet men namelijk de beweging van den bladtop naar de basis voort schrijden, om vervolgens door den stengel heen op andere bladen over te gaan, waar dan het eerst de basale deelen van het blad getroffen worden. De snelheid van voortplanting bedraagt, afhankelijk van de temperatuur, 2—15 mm. in de secunde. Men stelt zich voor, dat die voortplanting zou plaats hebben door wijde buizen, die in het phloeem gelegen zijn, waar dan a.h.w. een staande golf doorheen zou gaan; in elk geval is het geen transport door het levende protoplasma heen.

Men heeft weleens gemeend, dat zulke bewegingen voor de plant van voordeel zouden zijn; men wees er dan op, dat een plant in prikkelstand er als verdord uitziet en dientengevolge geen aanlokkelijk voedsel voor tal van dieren zou uitmaken, die dan nog bovendien afgeschrikt zouden worden door de tot doornen gemetamorphoseerde stipulae, die na de prikkeling duidelijk voor den dag treden; het zouden dus afschrikmiddelen tegen dieren zijn.

Intusschen is deze hypothese nooit bewezen en het is wel zeker, dat er planten zijn, die ook seismonastie vertoonen, waar van deze verklaring geen sprake kan zijn, omdat de beweging er veel te langzaam gaat.

Er zijn namelijk een aantal andere soorten van het geslacht *Mimosa*, die ook prikkelbaar zijn voor stoot, zooals *M. sensitiva*, of soorten van de verwante geslachten *Desmanthus* en *Neptunia*, waar echter het verschijnsel niet zoo opvallend is, als bij *Mimosa pudica*. Hetzelfde kan gezegd worden van sommige *Oxalideae*, zooals *Biophytum sensitivum*, sommige *Oxalis*soorten en nog veel meer van zulke planten als *Robinia Pseud-Acacia*, de valsche acacia, waar alleen een langdurig stooten eenige reactie teweeg brengt. Daar kan van een beschermingsmiddel tegen dieren geen sprake zijn.

Seismonastie wordt echter ook nog bij geheel andere deelen gevonden, namelijk bij meeldraden en stampers. Het bekendst is het bij de meeldraden van een onderafdeeling der *Compositae*, bij de *Cynareae*. Neemt men b.v. een korenbloem, dan vindt men daar de meeldraden ten getale van 5, evenals bij de andere *Compositen*, met hun helmknoppen vergroeid; raakt men nu echter de filamenten aan, in het bizonder borstels, die daarop gezeten zijn, dan verkorten de helmdraden zich en zij trekken daardoor de buis van helmknoppen naar beneden, waarbij het stuifmeel door de haren op den buitenkant van de stempellobben, die nog tegen elkaar aan zitten, uit de helmhokjes geborsteld kan worden, daar deze zich naar binnen openen.

Snijdt men de antheren af, dan gaat de prikkelbaarheid eerst verloren, maar daarna keert zij terug; prikkelt men dan weer, dan ziet men een druppel vloeistof op de sneevlakte voor den dag komen, zoodat er iets soortgelijks plaats heeft als bij de gewrichten van het kruidje-roer-mij-niet. In de intacte meeldraden wordt het water in de intercellulaire holten uitgestort en daarmee de turgor opgeheven, ten gevolge waarvan een verkorting van de helmdraden kan plaats hebben.

Andere bekende gevallen van prikkelbare meeldraden vindt men bij *Berberis* en verwante geslachten, waar een prikkeling van den binnenkant van den helmdraad ten gevolge heeft, dat deze naar binnen geslagen wordt en dus de helmknop tegen den stempel terecht komt.

Er zijn nog meer voorbeelden van seismonastie bij meeldraden waar te nemen, zoo bij sommige bloemen van *Cacteae*, b.v. bij het geslacht *Opuntia*, verder bij *Cistus*- en *Helianthemum*soorten, bij de bekende *Sparmannia africana* en nog bij enkele andere

planten. Er is wel eens beweerd, dat deze bewegingen iets te maken zouden hebben met de overbrenging van het stuifmeel door insecten van de meeldraden naar de stempels; dit is echter in de meeste gevallen zeer onwaarschijnlijk te achten.

Iets soortgelijks laat zich zeggen voor de bewegingen van sommige prikkelbare stempels, zooals men die aantreft bij *Mimulus*, *Strobilanthes*, *Martynia*, *Torenia* en enkele andere planten, waar op den stijl een in twee lobben gespleten stempel is te vinden en waar die twee lobben zich sluiten, wanneer men de binnenzijde van de stempels zacht wrijft met het een of andere vaste voorwerp.

Uit onderzoekingen van den laatsten tijd van GOEBEL is trouwens gebleken, dat er veel meer planten gevoelig zijn voor stoot, dan men tot nu toe meende. Om maar een enkel voorbeeld te noemen, het gelukt bloemhoofdjes van het madeliefje tot sluiting te brengen door ze hevig te stooten.

§ 40. BEWEGINGEN, DIE VOEREN TOT VERANDERING VAN PLAATS BIJ VRIJE PROTOPLASTEN EN ANDERE CELLEN.

Zooals wij reeds gezegd hebben, kan van de hoogere planten verklaard worden, dat zij niet van standplaats veranderen; hoogstens zou men van zulk een verplaatsing kunnen spreken bij planten met wortelstokken, waar die verplaatsing dan toch in laatste instantie op gewonen groei blijkt te berusten.

Maar bij lagere planten zijn er een aantal, die het vermogen bezitten, zich te verplaatsen, of die ten minste ontwikkelingstoestanden doormaken, waaraan dat vermogen eigen is. Zeer dikwijls zijn dat protoplasten zonder celwand, waar het bewegingsvermogen wellicht niet zoo veel verbazing zal wekken, maar het komt toch ook voor bij cellen, die van een celwand voorzien zijn; wij zullen als zoodanig b.v. de cellen der *Diatomeae* leeren kennen.

In de eerste plaats noem ik hier de *amoeboide beweging*, die eigen is aan myxamoeben en plasmodiën en die daaraan ook haar naam ontleent. Hoewel er vroeger in dit boek reeds over gehandeld werd, is het wellicht goed er even, in aansluiting aan fig. 3, aan te herinneren, dat een myxamoebe langzaam over vaste voorwerpen heen kruipt en dat die beweging bestaat in het uitstulpen van protoplasma-armpjes, die oorspronkelijk

alleen uit hyalien protoplasma bestaan, maar waarin later korrelig protoplasma wordt gezogen (ten minste het maakt dien indruk). Terwijl het protoplasma aan de eene zijde uitstulpingen vormt, moet het aan den anderen kant worden ingetrokken, zoodat een verplaatsing van de geheele myxamoebe daarmee gepaard moet gaan. Terwijl de beweging van de myxamoebe alleen onder het mikroskoop te zien is, kan men een plasmodium gemakkelijk met het bloote oog zien voortkruipen. Vroeger werd er ook reeds op gewezen, dat in het protoplasma van een plasmodium bovendien stroomingen te zien zijn, waarover in een volgende § nog gehandeld zal worden, terwijl eindelijk eveneens de rhythmische contracties genoemd zijn, die aan de plasmodiën eigen zijn, maar die wellicht met de amoeboide beweging zelf niets hebben uit te staan.

Een tweede vorm van beweging, die hier kort besproken moet worden, is de zoogenaamde *schuifbeweging* der kristalwieren of *Diatomeae*. Reeds herhaaldelijk werd er op gewezen, dat deze wieren, waarvan de wand verkiezeld is, op drie verschillende wijzen kunnen leven, namelijk als planktonten, dus vrij zwevend in het water, als vastzittende wezens, op slijmstelen vastgehecht, en in de derde plaats voortkruipend over vaste voorwerpen: den bodem van het water, andere wieren, enz. Die *Diatomeae* met zelfstandige beweging kan men zoowel in zee, als ook in zoet water aantreffen.



Fig. 211. Cel van Pleurosigma angulatum. Vergr. 225.

Beschouwen wij een dergelijke *Diatomee* iets nauwkeuriger, dan blijkt, dat deze met een soort van schoksgewijze beweging vooruit schuift, en de vraag rijst, hoe die beweging wordt uitgevoerd. Men heeft nu gezien, dat wanneer *Diatomeae* in water gebracht werden, waarin fijne deeltjes gesuspendeerd waren, deze deeltjes op bepaalde wijze werden voortgeschoven langs de cel. Uit zulke waarnemingen heeft men een bepaalde conclusie meenen te kunnen maken omtrent de bewegingsoorzaak.

De celwand van elke *Diatomee* bestaat uit twee helften, *schalen;* op zulk een schaal is een *centrale knoop* te vinden en vandaar uitgaande een *raphe,* die in de lengterichting van de cel verloopt (zie figuur 211).

Aan het uiteinde van die raphe is een struktuur, die in de verte doet denken aan de schroef van een stoomboot. Men stelt zich nu voor, dat er protoplasma in den centralen knoop door den celwand naar buiten treedt, zich dan langs de raphe beweegt en in den eindknoop een beweging van het omringende water opwekt van dien aard, dat er een voortgaande beweging van de cel uit moet resulteeren. Het zal beter zijn, dit niet uitvoerig te behandelen, daar er nog veel hypothetisch is in deze voorstelling.

Een andere schuifbeweging neemt men waar bij sommige blauwwieren, in het bizonder bij het geslacht *Oscillaria.* Deze planten, waarvan er één in fig. 212 is afgebeeld, bestaan uit een rij van cellen, tot dunne cilindrische draden vereenigd. Zulke draden ziet men zich nu langs vaste voorwerpen heen schuiven, somtijds langs elkaar, en ook hier heeft een onderzoek in een emulsie van kleine deeltjes geleerd, dat er iets buiten de cel is, dat zich voortbeweegt. Het blijkt, dat slijm wordt afgescheiden, dat in een spiraal langs de cel naar beneden gaat en dat dit den draad dus ook in een draaiende beweging brengt. Er is een geslacht van bacteriën, dat hier zeer veel op gelijkt, met dit onderscheid, dat de cellen ongekleurd zijn. Ik bedoel het geslacht *Beggiatoa;* er wordt aangenomen, dat ook daar de beweging op dezelfde wijze plaats heeft.

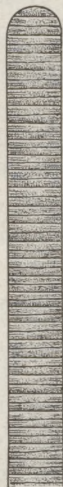


Fig. 212. Top van een celdraad van Oscillaria spec. Vergr. 435.

Bewegingen, waarvan men nog veel minder weet, zooals de schommelbewegingen der *Desmidiaceae* en de langzaam heen en weergaande beweging der *Spirogyra's*, zullen hier verder buiten beschouwing blijven. Daarentegen zullen wij iets langer stilstaan bij de *wimper-* of *trilhaarbeweging*, waarbij dunne draadvormige aanhangselen van den protoplast in beweging zijn, die daar, waar een celwand aanwezig is, zooals bij *Sphaerella*, door dien celwand heen gaan. Zij kunnen voorkomen bij alle ontwikkelingstoestanden van de plant, zooals bij de *Volvocinales* onder de wieren, de *Chytridinales* onder de schimmels en de vegetatieve vormen der bacteriën, of men vindt ze alleen bij de voortplantingscellen, de zwermsporen of zoösporen, of eindelijk bij sommige geslachtscellen, die men in verband daarmee *planogameten* noemt;

bij de meer ontwikkelde vormen eindelijk zijn alleen de mannelijke geslachtscellen, de spermatozoïden, in het bezit van zulke trilharen.

Dat het geheele lichaam van een cel bezet is met een groot aantal korte trilharen, komt bij planten betrekkelijk zeldzaam voor; men noemt ze *ciliën* of *wimpers*, en men treft ze o.a. aan bij de zwermsporen van het geslacht *Vaucheria*. Daar bewegen zij zich alle gelijktijdig en wel in een richting, die schuin staat ten opzichte van de lengterichting van de zwermspore; daarna gaan zij langzaam in tegenovergestelde richting terug. Het gevolg is, dat de zwermpore een draaiende beweging gaat uitvoeren en zich tegelijkertijd vooruit gaat bewegen.

Veel algemeener is daarentegen het voorkomen van 1, 2, 4 of meer lange *zweepharen* of *flagellen*, die aan het uiteinde, dus polair, kunnen zijn vastgehecht, maar die ook over het geheele lichaam verspreid kunnen staan. In een vroegere § werd hierover reeds gehandeld; ik verwijs daarvoor ook naar fig. 4; men zie verder ook fig. 214, *4*, *5* en *10* en fig. 225 *c*. Deze trilharen zijn bij zwermsporen, die groen zien, meestal op een kleurlooze plaats ingehecht; somtijds is in de nabijheid een pigmentvlek te vinden.

De beweging van die flagellen geschiedt in één richting gewoonlijk zeer snel, terwijl zij daarna iets langzamer terug getrokken worden, onder een buiging, die ten slotte weer recht gemaakt wordt. Het ziet er min of meer uit als de beweging van een zweep, vandaar de naam.

Het zal wel te begrijpen zijn, dat de vorm van de bewegelijke cel, de wijze van inhechting van de trilharen, hun aantal en de snelheid en richting van hun beweging invloed zullen kunnen hebben op de beweging van de zwermsporen of van de andere cellen, waarbij zij voorkomen. Men kan dan ook verschillende typen van beweging onderscheiden. Zoo kan de cel een vooruitgaande beweging uitvoeren, terwijl zij te gelijker tijd om de eigen as roteert; of wel het achtereinde gaat in een rechte lijn vooruit, terwijl het vooreinde een spiraallijn beschrijft; of eindelijk de geheele cel beweegt zich in een schroeflijn vooruit, en wel op zoodanige wijze, dat de beweging evenwijdig aan de as van de schroef plaats heeft; daarbij draait dan de cel ook nog weer om haar eigen as.

De snelheid van de beweging kan ook zeer verschillend zijn; eenige cijfers kunnen van die snelheid een denkbeeld geven.

Zoo wordt opgegeven voor de snelheid van de zwermsporen van een *Myxomyceet*, *Fuligo varians*, 1 mm. per secunde, voor die van het slawier, *Ulva*, 0,15 mm., voor de cellen van een bacterie, *Spirillum volutans*, 0,10 mm., voor de spermatozoïden van de varens 0,015—0,030 m.m., alles per secunde. Wanneer deze snelheden opgegeven worden, bedoelt men daarbij steeds die bij gemiddelde temperatuur, want het behoeft wel nauwelijks eenig betoog, dat de temperatuur op de snelheid een grooten invloed uitoefent.

Overigens kunnen uitwendige krachten richtend werken op de beweging, een verschijnsel, dat men in het algemeen met den naam *taxis* bestempelt. Zoo vertoonen plasmodiën een beweging tegen stroomend water in, die men *positieve rheotaxis* noemt, terwijl zij op later leeftijd, wanneer zij sporangiën gaan vormen, hun beweging omkeeren; zoo ook kan men bij hen onderscheiden een *hydrotaxis*, *thermotaxis*, enz.

Maar wij zullen al dergelijke weinig onderzochte taxieën hier niet nader behandelen, om iets langer stil te staan bij zulke, die men beter kent. In de eerste plaats zal hier iets gezegd worden over de *phototaxis*, dus de beweging, die gericht wordt door het licht. Vele groene zwermsporen vertoonen duidelijk phototaxis, die positief of negatief is, afhankelijk van de sterkte van het invallende licht. Men kan dus bereiken, dat in een bak met water, waarin zich veel zwermsporen bevinden, die, welke aan de lichtzijde zijn, zich van het licht wegbewegen, terwijl die van de achterzijde er juist naar toe gaan; daartusschen zal men dan een indifferente zone aantreffen, waar de zwermsporen zich zullen ophoopen. Dit is gewoonlijk ook zonder gebruik van een mikroskoop reeds te zien aan de groene kleur van het water op die plaats.

Wanneer men zulk een groene streep een tijdlang in het oog houdt, kan men waarnemen, dat zij zich langzamerhand verplaatst, of m.a.w. de lichtstemming van de zwermsporen kan veranderen onder den invloed van het licht zelf; het verschijnsel doet denken aan hetgeen geschiedt bij de phototropie. Bovendien is waargenomen, dat de ouderdom van de zwermsporen van invloed is op de lichtstemming.

In het hier beschreven geval spreekt men van *strophische phototaxis* of ook van *topophototaxis*. Daarnaast is echter bekend geworden een verschijnsel, dat men *apobatische* of *phobophototaxis*

heeft genoemd en dat het beste te begrijpen is door de beschrijving van een proef, door ENGELMANN genomen. Hij bracht *Euglena's* in het donker in een druppel water en liet er toen een bundel licht op vallen, zoodanig, dat er onder het mikroskoop een lichtplekje te zien was. De *Euglena's* bewogen zich nu in allerlei richtingen en kwamen zoo toevallig ook in het lichtvlekje; de exemplaren, die daar eenmaal in waren, konden er echter niet meer uit; zij waren gevangen. Zoodra een *Euglena* bij haar beweging uit het lichtvlekje in het donker kwam, werd zij als het ware teruggestooten; zij voerde een *schrikbeweging* uit en zoo kunnen dus ook die phobotaktische bewegingen er toe voeren, dat de cellen zich op een bepaalde plaats ophoopen; aan het resultaat kan men niet zien, welke beweging heeft plaats gehad. Er zijn sommige onderzoekers, die meenen, dat alle taxieën in laatste instantie terug te voeren zijn tot phobotaktische bewegingen; wij bevinden ons echter hier op te hypothetisch terrein om daarover verder uit te weiden.

Veel uitvoeriger dan omtrent de phototaxis is men ingelicht omtrent de *chemotaxis*, waar dus de een of andere scheikundige stof richtend op de beweging inwerkt, hetzij in positieven of in negatieven zin en waarbij dezelfde stof in sterkere concentratie dikwijls negatief werkt, die in zwakke oplossing een positieve werking uitoefent. Ten gevolge daarvan kan men dan somtijds ophoopingen van cellen teweeg brengen bij een bepaalde concentratie van de stof; wij zagen daarvan vroeger reeds een voorbeeld bij de zuurstof, toen wij spraken over de ademhalingsfiguren van BEYERINCK (zie fig. 175).

Ook bij de chemotaxis kan men te doen hebben met topotaxis of met phobotaxis en ook daar is aan het resultaat, dat ten slotte optreedt, niet te zien, wat er gebeurd is. Zeer verschillende stoffen kunnen daarbij chemotaxis teweeg brengen; behalve de reeds besproken zuurstof, kunnen genoemd worden rietsuiker, waarop spermatozoïden van mossen positief reageeren, of appelzuur, waarop spermatozoïden van de varens reageeren, of bouillon, dat een invloed heeft op bacteriën. Schadelijke stoffen, zooals alkaliën of sterke zuren kunnen negatief werken, maar zij kunnen ook geheel indifferent zijn, zooals sublimaat; zoo kan men bacteriën lokken door een bouillon, waaraan men sublimaat heeft toegevoegd en ze zoo hun ondergang te gemoet voeren. Andere

schadelijke stoffen kunnen zelfs positieve chemotaxis teweeg brengen, zooals aether bij bacteriën.

De wijze, waarop zulke chemotaktische proeven worden uitgevoerd, is de volgende; men vult een capillair buisje, dat aan den eenen kant toegesmolten is, met de oplossing, die men onderzoeken wil, en schuift dit tusschen voorwerpglas en dekglas in de vloeistof, waarin zich de organismen bevinden, waarvan men de chemotaktische gevoeligheid wil leeren kennen. Men zorgt nu, dat de opening van het capillaire buisje in het gezichtsveld komt te liggen en men kan zich er van overtuigen, of de cellen in het buisje komen, dan wel er door afgestooten worden.

Bij die proeven is gebleken, dat er slechts uiterst geringe hoeveelheden van allerlei chemische stoffen noodig zijn, om chemotaktische verschijnselen te voorschijn te roepen. Zoo ligt de prikkeldrempel voor de werking van het appelzuur op de spermatozoïden van de varens bij 0,001 %; daar beneden vond geen aantrekking meer plaats. Men kon berekenen, dat in zulk een buisje dan 0,0000000284 mgr. appelzuur zat; het is waar, dat ook een spermatozoïde geen groot gewicht bezit, daar dit geschat werd op 0,000000250 mgr. Volgens Engelmann kunnen bacteriën zelfs nog aangetrokken worden door 10^{-18}, dat is door 1 trillioenste mgr. zuurstof.

Pfeffer heeft zich afgevraagd, wat er gebeurt, wanneer men spermatozoïden van varens in een appelzuuroplossing legt en nu een cappillair buisje met een appelzuuroplossing onder het dekglas schuift. Het behoeft wel geen betoog, dat dan de oplossing in het buisje sterker moet zijn dan die onder dekglas, wil men iets van een positieve reactie waarnemen. Maar men heeft hier meer willen weten en met cijfers de gevoeligheid van spermatozoïden willen uitdrukken, of m.a.w. men heeft bepaald den prikkeldrempel voor appelzuur van spermatozoïden van varens, die reeds in een appelzuuroplossing liggen. Daarbij werden dan de cijfers gevonden van het volgende staatje:

in	0,0005 %	appelzuur	ligt	de	prikkeldrempel	bij	0,015 %	appelzuur
„	0,001	„	„	„	„	„	0,03	„	„
„	0,01	„	„	„	„	„	0,3	„	„
„	0,05	„	„	„	„	„	1,5	„	„

Zooals men ziet moet de oplossing in het buisje 30 maal geconcentreerder zijn dan de oplossing daar buiten, wil er van chemotaxis

sprake zijn. Men heeft gemeend, dat men hierin de uitdrukking zou moeten zien van de zoogenaamde wet van WEBER—FECHNER voor de planten. Die wet heeft betrekking op de gevoeligheid voor het onderscheid in sterkte tusschen gelijksoortige prikkels van verschillende intensiteit en zij zegt, dat, wil er een waarneming plaats hebben, de nieuwe prikkel steeds een bepaald aantal malen sterker moet zijn dan de prikkel, die reeds op het organisme heeft ingewerkt. Deze wet is voor menschelijke gewaarwordingen ontdekt en er zijn onderzoekers, die haar zoo inhaerent achten aan de werking van prikkels, dat zij bijna als definitie van prikkels zouden willen gebruiken, dat bij een prikkelwerking de wet van WEBER—FECHNER gelden moet.

Nu kan in dit geval opgemerkt worden, dat men hier in elk geval maar met een beperkte geldigheid te doen heeft, want wanneer men op de boven aangegeven wijze zou willen doorgaan, zou men al spoedig in het terrein van de afstootende werking terecht komen; intusschen wordt dit ook voor de wet van WEBER bij den mensch en de dieren toegegeven. Veel erger is evenwel, dat hier tegenover elkaar gesteld worden de oorspronkelijke concentratie in het buisje en die in de vloeistof daar buiten, terwijl men bijna dadelijk te doen zal krijgen met een diffusiezone rondom de opening van het buisje, die een langzaam verval naar het verdere deel van de vloeistof te zien zal geven; welke cijfers moet men dan gebruiken? Bovendien is uit latere proeven wel gebleken, dat de wijdte van het buisje van zeer grooten invloed is op de chemotaktische verschijnselen; wanneer men dit weet, wordt men dubbel voorzichtig met de verklaring, dat de psychophysische wet hier van toepassing zou zijn. In andere gevallen, waar bij bewegingsverschijnselen in het plantenrijk de toepasselijkheid van de wet van WEBER zoogenaamd werd geconstateerd, berust dit op nog veel zwakker gronden dan bij de chemotaxis.

Ten slotte kan wel opgemerkt worden, dat er aanleiding is, om de verklaring der chemotaktische verschijnselen te zoeken op het gebied van de colloïdchemie; er zijn eenige eerste pogingen gedaan om tot een dergelijke verklaring te komen met een veel belovend begin, maar toch nog te weinig vaststaande om er thans op deze plaats reeds over te spreken.

§ 41. Bewegingen van het protoplasma binnen de cel.

Uit alles, wat vroeger besproken werd, kan men reeds afleiden, dat er in de levende cel voortdurend bewegingen plaats hebben; zoo b.v. in die gevallen, waar deelingen van kernen, van chromatophoren, van vacuolen of ineensmeltingen van vacuolen plaats hebben. Maar afgezien van deze bewegingen kent men er nog andere, waarbij het protoplasma een verplaatsing ondergaat, die herinnert aan het stroomen van een rivier, weshalve men dan ook van *protoplasmastrooming* spreekt.

Er is wel eens beweerd, dat die strooming pas zou ontstaan, wanneer men een doorsnede door een plantendeel maakt, dat dus de wondschok het optreden van de strooming zou teweeg brengen. Deze voorstelling is zeker niet juist, daar men in tal van gevallen ook bij intacte planten de protoplasmastrooming kan waarnemen. Daarmede is niet gezegd, dat bij het maken van doorsneden de wond niet wellicht versnellend of vertragend op de protoplasmastrooming zou kunnen inwerken. Ook is het misschien goed er hier nog eens op te wijzen, dat water een zwaar vergif is voor het protoplasma, zoodat men preparaten, waaraan men de strooming wil waarnemen, niet in water mag onderzoeken; men dient daarvoor dan b.v. een 5 $^0/_0$ suikeroplossing te nemen.

Men onderscheidt twee vormen van protoplasmastrooming: *rotatie* en *circulatie*. De rotatie gaat steeds in dezelfde richting en met dezelfde snelheid; men vindt ze vooral in langgerekte cellen. Als voorbeeld kan gewezen worden op een zoetwaterwier, dat veel in onze slooten voorkomt, op *Nitella*.

Wanneer men een lange internodiumcel van *Nitella* onder het mikroskoop beziet, neemt men dadelijk waar, dat er een groote centrale vacuole aanwezig is met een dik wandstandig protoplasma. Dit protoplasma nu verkeert in stoomende beweging en wel zeer regelmatig, zoodat het aan de eene zijde van de cel naar boven stroomt, aan de andere zijde naar beneden. Chlorophylkorrels en celkern zijn in rust, maar overigens ziet men een aantal deeltjes van onbekenden aard met het protoplasma meestroomen. Daar waar de opstijgende en de neerdalende stroom aan elkaar grenzen, ligt de zoogenaamde *indifferente streep;* men kan die gemakkelijk zien, omdat zich daar geen chlorophylkorrels

bevinden. Die streep ligt trouwens niet geheel overlangs, maar eenigszins schuin ten opzichte van de lengterichting van de cel en daarmee in samenhang is ook de richting van de rotatie iets schuin.

In vele andere gevallen van rotatie gaan kernen en chlorophylkorrels mee met den stroom, maar de buitenlaag is altijd in rust. Zeer fraaie voorbeelden van rotatie vindt men nog bij vele wortelharen, vooral bij planten, die van nature in het water leven, zooals *Hydrocharis morsus ranae* of *Trianea bogotensis*, verder ook in de cellen van de bladen van *Vallisneria*, *Elodea*, enz.

Er zijn enkele waarnemingen gedaan over den invloed van uitwendige omstandigheden op de rotatie; daarbij is wel gebleken, dat alles, wat eenigermate schadelijk op het leven inwerkt, de rotatie tot stilstand doet komen, b.v. zuurstofonttrekking bij aëroben, narcotica, enz. Bij verschillende temperaturen verloopt de strooming natuurlijk met verschillende snelheid; de volgende cijfers geven de hoofdpunten weer voor eenige gevallen, die onderzocht werden. Daarbij is het noodig er op te wijzen, dat deze onderzoekingen tamelijk lang geleden hebben plaats gehad, zoodat de nieuwere inzichten omtrent het optimum daarin nog niet tot uitdrukking zijn gekomen; een hernieuwd onderzoek daarvan zou zeker van belang geacht kunnen worden.

	minimum	optimum	maximum
Elodea	0°	35°	40°
Vallisneria . . .	0°	31°	35°
Chara	0°	34,5°	43°

Bij de temperatuur van het optimum werd in 1 minuut afgelegd een weg van 0,19 m.m. bij *Elodea*, van 0,43 m.m. bij *Vallisneria*, van 0,94 mm. bij *Chara* en van 1,5 mm. bij *Nitella*.

Bij de circulatie blijven richting en snelheid van de strooming niet constant; zij wisselen telkens. Ook bij cellen zonder celwand kan men circulatie waarnemen, zooals in de plasmodiën der *Myxomyceten*, maar het verschijnsel treedt toch vooral op bij die cellen, welke van een celwand voorzien zijn, en het is daar zeer algemeen. Men onderscheidt dan nog het geval, waar de strooming alleen plaats heeft in het wandstandig protoplasma als *wandstandige circulatie* van dat, waar ook bewegingsverschijnselen te zien zijn in armpjes, die door de vacuole heen naar het binnenste van de cel gaan, in welk laatste geval men spreekt van *centrale circulatie*.

Omtrent deze circulatie is overigens niet zoo heel veel meer te zeggen. Ook daar is de buitenlaag steeds in rust, ook daar oefent de temperatuur invloed uit op de snelheid van de beweging, maar het is te begrijpen, dat metingen bij een zoo onregelmatig verloopend proces nict goed mogelijk zijn. Overigens werken de uitwendige omstandigheden hier als bij de rotatie. Opgemerkt kan eindelijk nog worden, dat de aggregatie in de tentakels van *Drosera,* die vroeger besproken werd, op te vatten is als een bizonder geval van circulatie.

Fig. 213. Draad van Mougeotia spec.; in elke cel ligt in het midden de kern, door cytoplasma omgeven, en verder een plaatvormig chromatophoor met eenige pyrenoïden; dit chromatophoor ziet men hier van den breeden kant. Vergr. 250.

Een vorm van beweging binnen de cel, die nog een afzonderlijke vermelding verdient, is die van de chloroplasten. Het duidelijkst is die waar te nemen bij sommige wieren, in het bizonder bij het geslacht *Mougeotia.* Zooals fig. 213 doet zien, zijn deze zoetwaterwieren, die men bij ons dikwijls in slooten aantreft, voorzien van een enkele rij van cellen en in elke cel ligt een groot plaatvormig chromatophoor, waarin een enkelvoudige reeks van pyrenoïden. Die groene plaat nu kan zich draaien ten opzichte van het licht en wel zoodanig, dat zij loodrecht komt te staan op het invallende licht; men zou hier bijna kunnen gaan spreken van transversale phototaxis. Ondertusschen hangt die positie ook af van de lichtsterkte; gebruikt men namelijk zeer intensief licht, dan plaatst de chloroplast zich zoo, dat het licht er langs strijkt.

Wat bij dit wier door een enkel chromatophoor wordt uitgevoerd, kan men bij de cellen der hoogere planten dikwijls zien gebeuren met de totale massa van de chlorophylkorrels. Het is b.v. goed waar te nemen bij bladen van mossen of de voorkiemen van varens. De bladgroenkorrels plaatsen zich daar in een vlak, dat loodrecht staat op de richting van het licht, mits dit laatste niet te intensief is. Laat men dus

licht vallen loodrecht op een blad, dan hoopen alle bladgroenkorrels zich op aan den buitensten celwand. Valt het licht schuin in, dan verplaatsen zich de bladgroenkorrels. Heeft men daarentegen te maken met zeer sterk licht, b.v. direct zonlicht, dan gaan de chloroplasten in een vlak liggen, dat in de richting van het invallende licht staat; valt het licht dus loodrecht op het blad, dan gaan zij tegen de zijwanden aan liggen. Het is zelfs mogelijk zonder gebruikmaking van het mikroskoop hiervan iets te zien, door een blad, waar men de schaduw van het een of andere voorwerp op heeft laten vallen, in het volle zonlicht te beschouwen. Die schaduw zal donkerder groen zien dan het verdere deel van het blad, omdat daar de chlorophylkorrels tegen de buitenwanden aan liggen, op de verdere plekken niet.

Bewegingen in het protoplasma, die optreden als gevolg van een wond, zijn vroeger reeds genoemd; het zijn vooral verplaatsingen van celkernen, die daarbij worden waargenomen. Zulke kernen kunnen zelfs door den celwand heen gaan, zoodat er meerkernige cellen optreden; men spreekt daar wel van *traumatotaktische* bewegingen.

Eindelijk zou het hier de plaats zijn, nog even te herinneren aan de bewegingen der *pulseerende vacuolen,* die vroeger reeds besproken werden. Men zal zich herinneren, dat men deze meer in het bizonder aantreft bij lagere organismen, waar protoplasten voorkomen, die geen celwand bezitten. Daar wordt rhythmisch de inhoud van de vacuole naar buiten uitgestooten, waarna op dezelfde plaats weer langzamerhand een nieuwe vacuole zichtbaar wordt (zie fig. 3).

§ 42. Ongeslachtelijke voortplanting.

Alle levende wezens vertoonen het verschijnsel van *voortplanting,* d.w.z. dat deelen van het individu losraken en een zelfstandig leven beginnen, waarbij zij een ontwikkeling doormaken, hun bestaan beginnen op een jonger tijdstip, dan waarop de moederplant zich bevond; dat er dus met voortplanting gepaard gaat verjonging.

Het aantal nakomelingen, dat elk individu voortbrengt, kan daarbij zeer verschillend zijn; sommige komen niet verder dan tot enkele nakomelingen per jaar, andere brengen duizenden

sporen of zaden voort. Men denke maar eens aan sommige schimmels, aan mossen, aan *Orchideae;* toch zij men voorzichtig met zijn gevolgtrekkingen, want juist bij die *Orchideae* is gebleken, dat de zaden van verschillende inlandsche vormen bijna alle loos zijn, niet kiemen kunnen.

Twee hoofdvormen van voortplanting worden onderscheiden, namelijk de *ongeslachtelijke, asexueele* of *vegetatieve* en de *geslachtelijke, sexueele* of *generatieve voortplanting.* In het laatste geval is een versmelting van twee cellen noodzakelijk voor de verdere ontwikkeling, in het eerste geval niet.

De wijze van voortplanting bij de planten loopt zoo uiteen, dat de geheele systematiek in hoofdzaak opgebouwd is op de eigenaardigheden van dit proces; het is dan ook ondoenlijk, er hier een overzicht van te geven, maar wij zullen er toch enkele hoofdzaken van moeten bespreken.

In deze § zal meer in het bizonder over de asexueele voortplanting worden gehandeld en daarbij zal vooreerst de vraag besproken worden, of er planten zijn, die zich uitsluitend ongeslachtelijk vermenigvuldigen. Het antwoord op die vraag moet bevestigend luiden, zooals met enkele voorbeelden zal worden aangetoond.

Vooreerst zijn er lagere planten, die zich alleen ongeslachtelijk vermenigvuldigen. Ik wijs ter bevestiging van deze uitspraak op de bacteriën, die zich voortplanten door deeling, waarbij geen sprake is van een vereeniging van twee cellen; maar ook zulke bacteriën, die sporen voortbrengen, doen dit, zonder dat er eenig geslachtelijk proces aan is voorafgegaan.

Bij hoogere planten kan somtijds een geregelde vegetatieve voortplanting worden aangetroffen, maar dan afwisselend met een generatieve; over deze generatiewisseling wordt in een latere § nog nader gesproken. Maar de vraag is, of er ook daar vormen zijn, die zich nooit geslachtelijk vermenigvuldigen en of aangenomen mag worden, dat zulke vormen dan achteruit gaan.

Opgemerkt moet worden, dat de meeste waarnemingen hier betrekking hebben op kultuurplanten en daar wordt van de eene zijde beweerd, dat er ten gevolge van voortdurende vegetatieve vermeerdering *degeneratie* zou optreden, terwijl dit door anderen even sterk ontkend wordt. Sommige kultuurplanten

worden in hoofdzaak vegetatief voortgeplant, zooals b.v. het suikerriet, zooals ook de pisang of banaan. Hier heeft men te doen met gewassen, die zeker reeds gedurende duizenden van jaren door den mensch op deze wijze worden vermenigvuldigd; bij het suikerriet is pas in de laatste jaren sprake van uitzaaiing, ten einde nieuwe betere vormen te verkrijgen Sommige aardbeziën, sommige sinaasappels, sommige druiven vooral, brengen nooit zaad voort; in het bizonder bij den wijnstok is het zeer opvallend, dat zulk een oude kultuurplant ongeslachtelijk wordt voortgeplant. Met onze ooftboomen is het trouwens vrij wel hetzelfde; deze worden verent en nooit uitgezaaid, tenzij het er om te doen is, nieuwe rassen te kweeken. Het is waar, dat er onderzoekers zijn, die het verdwijnen van sommige oude rassen van peren aan die asexueele voortplanting toeschrijven.

In de natuur zou men kunnen wijzen op vele mossen, die nooit sporevruchten voortbrengen, maar die zich uitsluitend door broedknoppen voortplanten, op de bekende waterpest, die in Europa alleen vrouwelijk is en dus geen zaden kan voortbrengen, terwijl toch de verspreiding van deze oorspronkelijk Noord-Amerikaansche plant zeer opvallend is. Of om nog een voorbeeld te geven, wijs ik op het gewone speenkruid, dat zich bijna alleen door wortelknollen voortplant en dus nooit vruchten voortbrengt, tenzij men het voedsel kunstmatig dwingt daarheen te gaan. Alles samengenomen kan dus niet gezegd worden, dat diegenen zeer sterk staan, die beweren, dat bij de hoogere planten voortdurende vegetatieve voortplanting tot degeneratie zou voeren, maar toegegeven moet worden, dat de andere partij haar tegenovergestelde stelling ook niet kan bewijzen.

Hoe vindt nu die ongeslachtelijke voortplanting plaats? Dit kan door enkele cellen of door meercellige lichamen geschieden. Het eenvoudigste voorbeeld van de enkele cellen vindt men bij de bacteriën, maar ook verder bij vele *Thallophyten*, zoo b.v. de *zwermsporen* van vele wieren (zie fig. 214, 10) en sommige schimmels, of daar, waar zij in de lucht worden uitgestooten: de onbewegelijke *conidiën* of *sporen* van schimmels, die men zoo goed kent bij onze gewone penseelschimmel, *Penicillium glaucum,* of bij de hoofdjesschimmel, *Mucor Mucedo,* enz. De sporen der mossen en varens worden later nog besproken, maar wel kan er op gewezen worden, dat er sommige schimmels zijn, die meer-

cellige conidiën afsnoeren, ja, dat er aan eenzelfde schimmel wel eens één- en meercellige conidiën tegelijkertijd kunnen worden gevonden; daaruit blijkt ten duidelijkste, dat er geen principieel verschil is aan te wijzen tusschen de voortplanting door ééncellige en die door meercellige lichamen bij zulke gewassen, die vegetatieve vermenigvuldiging vertoonen.

Men treft meercellige lichamen bij vegetatieve voortplanting zoo veelvuldig aan, dat het niet mogelijk is, ook maar de meest voorkomende vormen te noemen. Laat ik kort wijzen op het voorkomen van okselknoppen, die als *bulbillen* of *broedknoppen* losraken en afgeworpen worden bij tal van planten, b.v. *Dentaria bulbifera*, *Lilium bulbiferum*, bij *Fourcroya* en *Agave* in de bloeiwijze, bij verschillende *Allium*-soorten. Verder noem ik de vele waterplanten, die overwinteren met knoppen, die gedurende den winter op den bodem leven en die in het voorjaar aan de oppervlakte komen en zich ontplooien, zooals b.v. de kikkerbeet, *Hydrocharis Morsus Ranae*, de fonteinkruidsoorten (*Potamogeton*), het blaasjeskruid (*Utricularia*) enz. In soortgelijk verband kunnen genoemd worden de vele levermossen en mossen, waar men broedbekers aantreft, waarin broedknoppen liggen, die voor de vermenigvuldiging dienst doen.

Men kan natuurlijk ook algemeener spreken van vegetatieve vermenigvuldiging bij overblijvende kruiden, die zich voortplanten met behulp van wortelknollen, knollen, bollen of rhizomen. Vooral in dit laatste geval is het wel heel duidelijk, dat men eenvoudig te maken heeft met een vorm van groei, waarbij de nieuwgevormde deelen op een zeker oogenblik losraken van het individu, waaraan zij ontstaan zijn. Het is dan ook te begrijpen, dat velen weigeren aan te nemen, dat op deze wijze nieuwe individuën zouden tot stand komen.

Ook adventieve spruiten kunnen dienst doen voor asexueele voortplanting; zoo hebben wij vroeger het geval bij *Bryophyllum* reeds besproken, waar knoppen langs den rand van de bladen worden aangetroffen. Zoo zou men onder deze rubriek ook kunnen brengen de knoppen op de bladen bij sommige varens, zooals *Asplenium bulbiferum*, of bij de waterkers, *Nasturtium*. Het is in zulke gevallen eigenlijk tamelijk onverschillig, waar zulke adventieve spruiten zich ontwikkelen. Dat kan zelfs in den zaadknop geschieden, zooals dat voorkomt bij den sinaasappel. Die knoppen

ontspruiten dan later tot nieuwe plantjes en het maakt den indruk, alsof het zaad meer dan één enkele kiem bevat; men spreekt dan ook van *poly-embryonie*. Ontstaat zooiets bij een plant, waar geen bevruchting heeft plaats gehad, dan is dit principieel niet verschillend, maar het verwekt den indruk van het ontstaan van een normale kiem zonder bevruchting; dit is het geval bij de *Euphorbiacee Coelebogyne ilicifolia*, waarvan jarenlang werd aangenomen, dat zij een geval zou zijn van *parthenogenesis*, welk verschijnsel in een latere § nader behandeld zal worden.

§ 43. Geslachtelijke voortplanting.

Bij de *geslachtelijke*, *sexueele* of *generatieve voortplanting* ontstaat een nieuwe plant uit de vereeniging van twee cellen, die men *gameten* noemt en die samen een *zygote* vormen. Een afzonderlijke gamete is niet in staat voor de voortplanting te

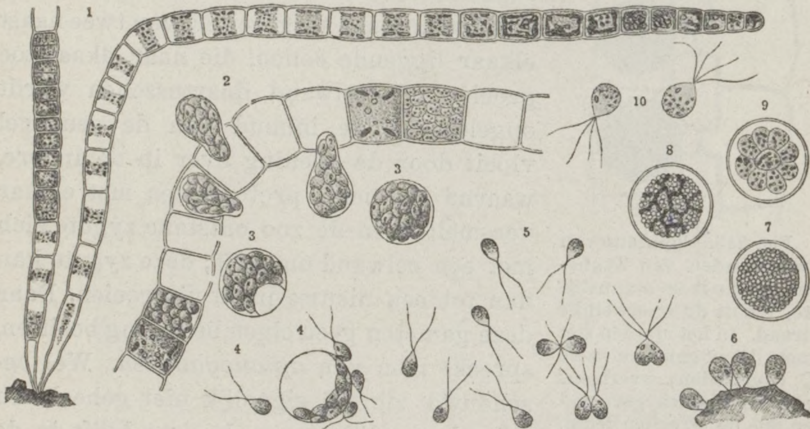


Fig. 214. Ulothrix zonata; 1 twee draden aan hun basis vastgehecht, 2 draad met vorming van gameten; deze verlaten het gametangium in een blaas 3, 4 vrijworden van de gameten uit die blaas, 5 vrij rondzwermende en copuleerende gameten, 6 zygoten, die zich vastgezet hebben, 7, 8 en 9 deeling van den inhoud der zygote in zwermsporen, 10 zwermsporen. Naar Kerner von Marilaun.

zorgen; pas de zygote kan tot een nieuwe plant uitgroeien.

Bij de laagste planten zijn die gameten, voor zoover dit uitwendig te zien is, volkomen aan elkaar gelijk. Nemen wij als voorbeeld een groen wier, dat dikwijls in onze slooten gevonden

wordt en dat met den naam *Ulothrix* wordt aangeduid, dan ontstaan hier een groot aantal gameten in één cel; deze komen in vrijheid en blijken dan peervormig te zijn en voorzien van 2 trilharen, met behulp waarvan zij kunnen rondzwermen; men noemt ze daarom ook *planogameten*. Wanneer nu twee van die gameten versmolten zijn, of zooals men ook wel zegt, na de *bevruchting* of *copulatie*, omgeeft zich de zygote met een wand en groeit verder uit op een wijze, die hier verder buiten beschouwing kan blijven. Een afbeelding van deze processen vindt men in fig. 214.

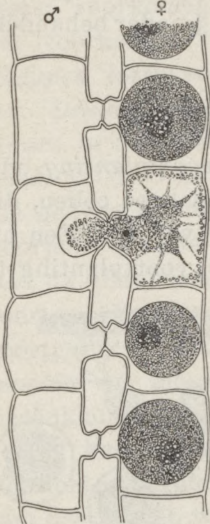


Fig. 215. Copulatie van twee draden van Zygnema; links is de mannelijke, rechts de vrouwelijke draad. In het midden ziet men de ♂ gameten in de ♀ overtreden; overigens zijn de zijgoten gevormd en dus de ♂ cellen ledig. Vergr. 250.

Daartegenover ziet op het eerste gezicht de copulatie bij het meest gewone wier van onze slooten, *Spirogyra*, er geheel anders uit. Zooals in fig. 215 voor een verwant geslacht, *Zygnema*, is weergegeven, leggen twee draden van dit wier zich naast elkaar, daarop ontstaan uitgroeisels van twee naast elkaar liggende cellen, die naar elkaar toe groeien; de celwand daartusschen wordt opgelost en de inhoud van de eene cel vloeit door de opening over in de andere, waarna de beide protoplasten met elkaar versmelten en de zoo ontstane zygote zich met een celwand omgeeft; deze zygote kan dan tot een nieuwe plant uitgroeien. Daar deze gameten geen eigen beweging bezitten, spreekt men van *aplanogameten*. Wel beschouwd zijn zij eigenlijk niet geheel aan elkander gelijk, want de eene blijft in de cel, waar zij ontstaan is, de andere verlaat die cel; de eerste zou men een vrouwelijke gamete, de tweede een mannelijke geslachtscel kunnen noemen. Verwante geslachten vertoonen een copulatie, waar beide gameten uit hun cellen gaan en waar de vereeniging plaats heeft in het copulatiekanaal; hier dus nog volkomen gelijke gameten, ten minste voor zoover dit uiterlijk te zien is.

Dat die laatste restrictie gemaakt moet worden, blijkt uit een ander voorbeeld. Bij de verschillende *Mucorineae* komt een

mycelium voor, dat niet door tusschenschotten in cellen gedeeld is en waar van tijd tot tijd eenige draden naar elkaar toe groeien en zich tegen elkaar aanleggen. Dan neemt men waar, dat dicht bij het uiteinde van elk van die twee hyphen een tusschenschot

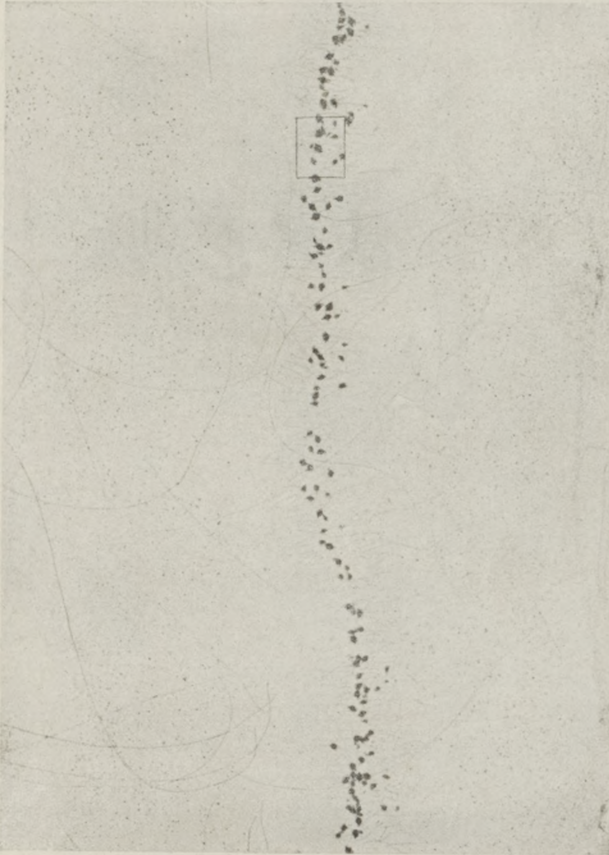


Fig. 216. Reeks van zygosporen van Phycomyces nitens, ontstaan op de plaats, waar een + en een — mycelium elkaar ontmoeten; de kleine stipjes ter weerszijden zijn de sporangiën.

optreedt; zoodoende vormen zich twee gameten. De wand daartusschen wordt nu opgelost en de protoplasten versmelten met elkaar, waarna zich de zygote vormt, die dikwijls ook gekenmerkt is door eigenaardige uitwassen; zoo is het o.a. bij *Phycomyces,* welke plant in fig. 216 en 217 is afgebeeld. Nu zijn er vormen,

die men *homothallisch* noemt, waar aan eenzelfde mycelium twee hyphen met elkaar kunnen versmelten, maar vele *Mucorineae* zijn *heterothallisch,* d.w.z. er zijn twee verschillende mycelia noodig, om zygoten te verkrijgen, en die mycelia vertoonen wel

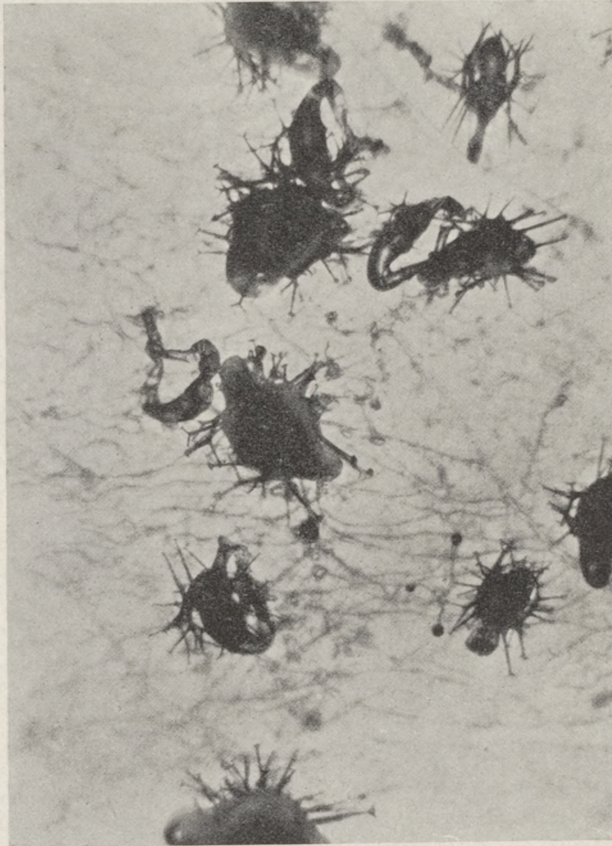


Fig. 217. Het vierkantje uit figuur 216, sterker vergroot. Men ziet verschillende stadiën van copulatie tot de rijpe zygoten toe, die bezet zijn met talrijke sterk vertakte bruine haren.

kleine verschillen, zooals b.v. een verschillende phototropische gevoeligheid, een gering verschil in grootte, maar er is toch geen aanleiding om van mannelijk en vrouwelijk te spreken; Blakeslee, die het verschijnsel ontdekte, heeft de woorden + en — mycelium gebezigd en heeft kunnen constateeren, dat twee +

mycelia of twee — mycelia geen zygoten vormen, terwijl dit wel gebeurt daar, waar een + en een — mycelium met elkaar in aanraking komen, zooals in fig. 216 en 217.

Er zijn meer dergelijke gevallen bekend geworden, die tot voorzichtigheid aanmanen, wanneer men van gelijkheid van twee gameten spreekt op grond van hun oppervlakkige overeenstemming. Toch wordt pas dan van mannelijk en vrouwelijk geslacht gesproken, wanneer er inderdaad groote verschillen bestaan tusschen de beide gameten.

De vrouwelijke cel of *eicel* is veel grooter dan de mannelijke en daarbij nooit in staat zelfstandige bewegingen uit te voeren. In de meeste gevallen blijft die eicel ook in verbinding met de moederplant tot na de bevruchting; slechts zeer zelden raakt de eicel los, zooals dat bij vele bruine wieren het geval is. Zoo vindt men bij het gewone blaaswier *(Ascophyllum* of *Fucus)* groote eicellen, die in vrijheid geraken en die dan vrij in het zeewater rondzweven; daar vindt ook de bevruchting plaats en de zoo ontstane zygote omgeeft zich met een eigen wand en kiemt tot een jonge plant uit. Dat hier die mogelijkheid bestaat, is zeker wel een gevolg van de aanzienlijke grootte van de eicel, die zeer veel reservevoedsel bevat en dus kan leven zonder verbinding met de moederplant.

De mannelijke cellen zijn in het algemeen klein en in staat zich zelfstandig te bewegen met behulp van trilharen, wier aantal en ligging bij verschillende planten de grootste verscheidenheid doet zien; men noemt ze *spermatozoïden.* Bij de *Florideae* onder de roode wieren missen zij eigen beweging en daar bestempelt ze met den naam *spermatiën.*

Men kan dus in het algemeen zeggen, dat de mannelijke cellen de vrouwelijke opzoeken, in vele gevallen daarbij nog geleid door hun vermogen tot chemotaxis, wanneer de eicellen of de *oögoniën*, waarin deze ontstaan zijn, een stof afscheiden, die positief chemotaktisch werkzaam is. Alleen bij de roode wieren zal het zuivere toeval de vereeniging van een mannelijke en een vrouwelijke cel moeten veroorzaken. Daar komt in dit geval nog bij, dat het vrouwelijke geslachtsorgaan, het *carpogonium* er zeer eigenaardig uitziet. Het bestaat eigenlijk uit twee cellen, de werkelijke eicel en een andere cel, die langgerekt is en een draadvormig aanhangsel van de eicel vormt, dat men bestempelt

met den naam *trichogyn;* een celwand is tusschen deze beide cellen niet aanwezig. De bevruchting vindt nu plaats, wanneer een spermatium zich tegen het trichogyn aanlegt; daarna treedt de inhoud van het spermatium naar binnen in het trichogyn, doorwandelt dit geheel en versmelt vervolgens met de eicel.

Het is ondoenlijk, hier alle verschillende gevallen van bevruchting, die men bij de lagere planten aantreft, te bespreken; dat zou neerkomen op het schrijven van een systematiek van de *Thallophyten.* Daarom zal met het bovenstaande volstaan worden, behalve in enkele gevallen, die zoo dadelijk nog besproken

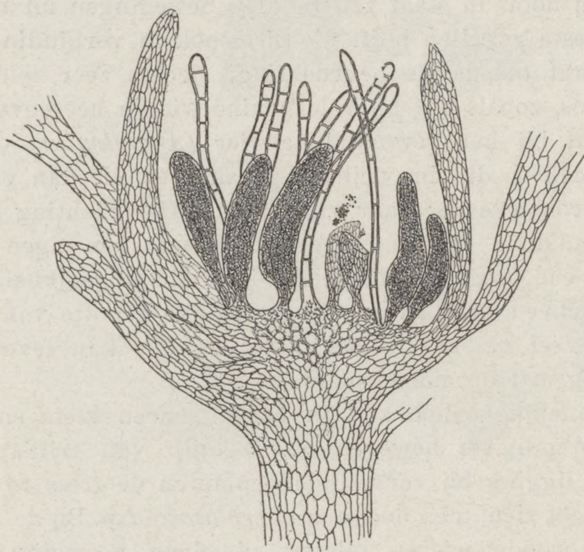


Fig. 218. Top van een mannelijk mosplantje met antheridiën, ten deele geopend. Vergr. 35.

moeten worden in verband met het gedrag van de kernen bij de bevruchting.

Alleen moet hier nog een ander punt behandeld worden, namelijk de kieming van de zygote. In sommige gevallen geeft deze dadelijk het aanzijn aan een jonge plant, maar in andere ontstaan er eerst zwermsporen of andere sporen, zooals b.v. bij de reeds genoemde *Ulothrix* (zie fig. 214, 6—10) en bij de roode wieren, die tot de familie der *Florideae* behooren. Daar wordt de bevruchte eicel niet dadelijk tot spore, maar er ontspruit een aantal *sporogene* draden uit, die pas overgaan tot sporevorming,

en deze sporen leveren weer jonge planten. Er vormt zich dus een sporevrucht, die vooral opvalt, wanneer er een hulsel omheen ontstaat, waarna men ze aanduidt, met den naam *cystocarpium.*

Wat bij lagere planten een enkele maal voorkomt, is bij hoogere planten regel. Nemen wij als voorbeeld een mosplant, dan vindt men hier mannelijke geslachtsorganen, die men als steeds met den naam *antheridiën* aanduidt, en vrouwelijke geslachtsorganen, die *archegoniën* heeten. Zoo ziet men in fig. 218 den top van een mosplantje met een aantal antheridiën, terwijl in fig. 219 een afzonderlijk antheridium in rijpen toestand en daarnaast

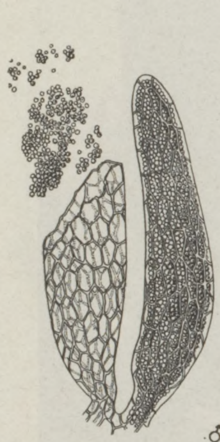


Fig. 219. Antheridium van een mos, links geopend met bijna rijpe spermatozoïden. Vergr. 95.

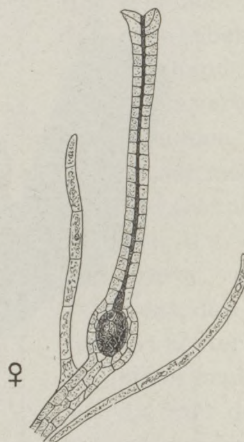


Fig. 220. Archegonium van een mos; het kanaal in den hals is open, de eicel schemert door. Vergr. 95.

een, dat geopend werd, is afgebeeld. In fig. 220 vindt men een afbeelding van een archegonium met een langen hals, die geopend is, en een buik, waar de eicel doorheen schemert. Zulk een archegonium bevat dus een eicel, die nu bevrucht kan worden door een spermatozoide, in het antheridium ontstaan. Wanneer echter deze bevruchting heeft plaats gehad, ontwikkelt zich uit de bevruchte eicel een orgaan, dat men met den naam *sporogonium* of *sporekapsel* aanduidt en dat ieder bij de mossen wel eens gezien heeft. Men vindt zulk een sporogonium afgebeeld in fig. 221, links in onrijpen toestand, waar nog de vorm van het vroegere archegonium zichtbaar is; later opent het zich en

de sporen, die er in gevormd zijn, komen in vrijheid, zooals rechts in de figuur te zien is; zij kunnen bij kieming na een tusschen-



Fig. 221. Plantje van Radula complanata, een levermos. Onderaan de gametophyt, dat is hier het bebladerde stengeltje; daarop hebben zich, door een hulsel omgeven, de archegoniën ontwikkeld; links ziet men een dergelijk orgaan in het hulsel, de eicel is hier reeds bevrucht en begonnen zich tot sporophyt te ontwikkelen. Rechts 2 rijpe sporekapsels, van onderen omgeven door de resten van het archegonium, de calyptra, op den steel met vier kleppen opengesprongen sporangium. De sporen, die men op tal van plaatsen in de figuur ziet, met onduidelijke elateren, zijn reeds verspreid. Vergr. 17.

stadium, dat onbesproken kan blijven, een nieuwe mosplant voortbrengen. Terwijl deze figuur betrekking had op een levermos,

vindt men een sporekapsel van een gewoon mos in verbinding met het mosplantje, afgebeeld in fig. 222.

Het hier bedoelde verschijnsel bij de mossen wordt met den naam *generatiewisseling* aangeduid, maar men zou wellicht niet zoo spoedig tot deze opvatting zijn gekomen, wanneer men niet gezien had, wat er bij de varens gebeurt. Het zal daarom ook het beste zijn, de generatiewisseling iets meer in bizonderheden te behandelen, aan de hand van hetgeen bij de varens wordt waargenomen.



Fig. 222. Plantjes van Polytrichum commune met sporogonium; de vroegere archegoniumwand zit als calyptra om de linksche sporekapsel heen, is bij het rechtsche plantje weggenomen, zoodat men daar duidelijk het dekseltje en de bovenste aanzwelling van den steel kan onderscheiden.

Wanneer men een gewone varenplant beschouwt, b.v. de mannetjesvaren, *Aspidium Filix mas*, dan ziet men aan den achterkant van de bladen bruine hoopjes, die met den naam van *sori* worden bestempeld. Bij onderzoek blijkt zulk een sorus een aantal *sporangia* te bevatten, zooals fig. 223 dit weergeeft; elk sporangium bestaat uit een wand, waaraan een ring van cellen met verdikte wanden opvalt, die een rol spelen bij het opengaan van het sporangium, den *annulus*, en uit een inhoud, die ten slotte alleen uit *sporen* bestaat. Nadat de sporen in vrijheid zijn gekomen, kunnen zij op vochtige aarde kiemen en er ontstaat een groen niervormig bladachtig lichaampje, een *voorkiem* of *prothallium* (fig. 224).

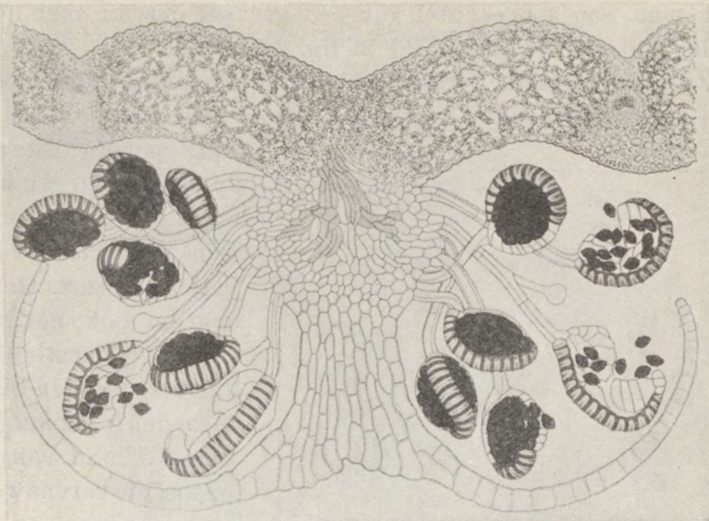


Fig. 223. Dwarse doorsnede door een varenblad met sorus aan de onderzijde. Deze is bedekt door een vliesje of indusium, terwijl men daaronder de sporangia ziet, sommige nog gesloten, andere geopend, zoodat de sporen verspreid worden. Aan de sporangia is de ring van cellen met donker gekleurde celwanden (de annulus) duidelijk zichtbaar. Volgens Kny.

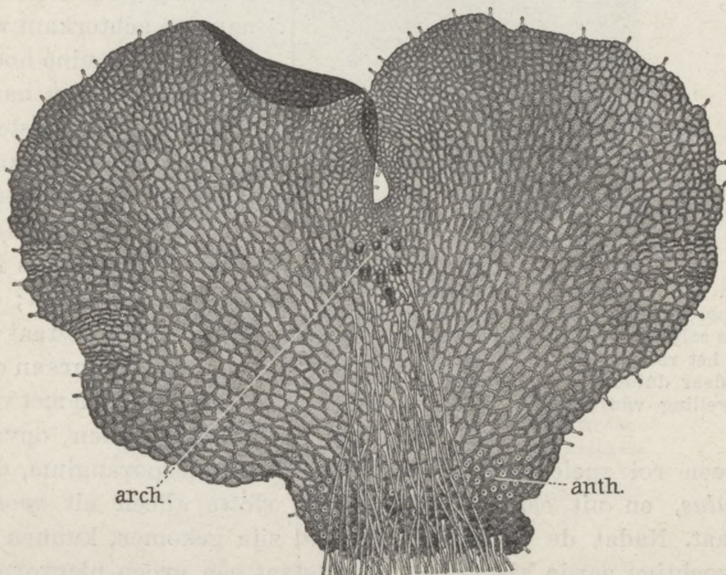


Fig. 224. Prothallium van Aspidium Filix mas, van de onderzijde gezien, met archegoniën arch., antheridiën anth., en rhizoïden. Volgens Kny.

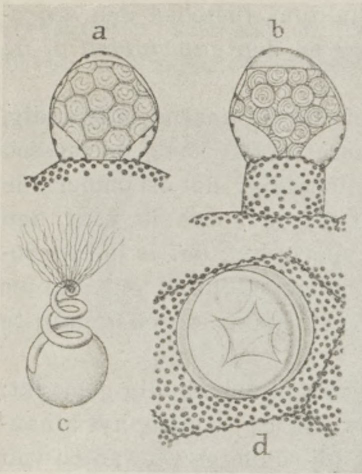


Fig. 225. Antheridiën van Aspidium Filix mas; *a* de inhoud reeds gedeeld, de wandcellen zijn zichtbaar, *b* de spermatozoïden zijn volledig gevormd; daarna barst de wand en het leege antheridium *d* blijft achter. Een enkele spermatozoïde met blaas is bij *c* te zien. Volgens Kny.

Aan dit prothallium ontwikkelen zich aan de onderzijde de geslachtsorganen, namelijk de mannelijke antheridiën (anth.) die een wand bezitten, die één enkele cel dik is, en een inhoud van spermatozoïden; deze komen na het barsten van den wand in vrijheid en zijn voorzien van trilharen, waarmee zij kunnen rondzwermen in druppels water, die toevallig aanwezig zijn (zie fig. 225). In fig. 226 is een archegonium te zien, dus het vrouwelijke geslachtsorgaan; men vindt hier een zoogenaamden buik en een hals, ieder bestaande uit inhoud en wand. De wand van den hals bestaat uit vier overlangsche reeksen van *wandcellen* terwijl daarbinnen de *halskanaalcellen* in één enkele reeks gelegen zijn. In den buik treft men de groote *eicel* aan en de *buikkanaalcel.* De kanaalcellen verslijmen en daarmee opent zich de hals van het archegonium (fig. 226); door afgescheiden appelzuur worden nu spermatozoïden chemotaktisch naar de eicel gevoerd en er vindt bevruchting plaats. Dan omgeeft de zoo ontstane zygote zich met een wand; de verdere ontwikkeling kan hier, wat de details betreft, onbesproken blijven; alleen zien wij als resultaat, dat er uit die zygote een nieuwe varenplant ontstaat. Er is dus een geregelde afwisseling tusschen de sporevoortbrengende ongeslachtelijke varenplant en

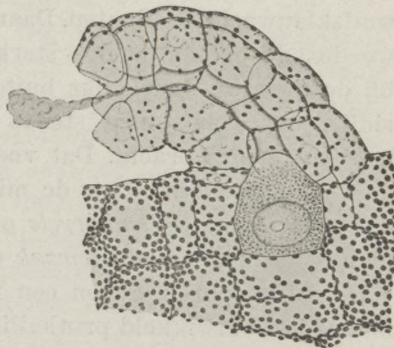


Fig. 226. Rijp archegonium van Aspidium Filix mas. De eenigszins gebogen hals heeft zich geopend, de kanaalcellen zijn verslijmd; in den buik ligt de groote eicel met hyaline ontvangplek en groote kern. Volgens Kny.

het geslachtsorganendragende prothallium, tusschen den *sporophyt* of de *ongeslachtelijke generatie* en den *gametophyt* of de *geslachtelijke generatie.*

Ieder van die beide generaties leeft bij de varens zelfstandig, niet in verbinding met de andere generatie. Dat is bij de mossen anders, daar is de gametophyt zelfstandig; dat is immers de gewone mosplant, of beter alles, wat uit de spore is voor den dag gekomen. Daarentegen leeft de sporophyt, dat is het sporogonium, steeds in verbinding met den gametophyt, onttrekt er voedsel aan, ofschoon hij toch ook in staat is, zelfstandig te assimileeren.

De sporophyt heeft zich dus bij de varens zelfstandig gemaakt; gaan wij nog een stap verder, dan wordt de gametophyt afhankelijk van den sporophyt, zooals dit bij sommige verwanten van de varens en bij alle hoogere planten is te vinden. Dit verband, dat, dank zij het genie van HOFMEISTER, meer dan 60 jaar geleden ontsluierd werd, zal hier nog zeer kort geschetst worden.

Er zijn varenachtige planten *(Pteridophyta)*, waar verschil bestaat tusschen vrouwelijke en mannelijke prothallia, waar dus alleen de eerste archegoniën, alleen de laatste antheridiën voortbrengen. Nog een stap verder doet ook verschil zien tusschen de sporen, waar dus mannelijke zoogenaamde *mikrosporen* worden voortgebracht en vrouwelijke of *megasporen;* dat treft men aan bij sommige watervarens en ook bij de *Selaginella's* onder de wolfsklauwachtige planten. Daar, waar deze *heterosporie* voorkomt, worden de prothallia ook sterk gereduceerd, zoodat zij ten slotte bij de kieming nauwelijks buiten de spore uitsteken en de antheridiën en archegoniën steeds meer tot enkele weinige cellen worden teruggebracht. Dat voert eindelijk tot de toestanden bij de *Gymnospermen*, waar de mikrosporen dan bekend zijn onder den naam van *pollenkorrels* of *stuifmeelkorrels*, de megasporen onder den naam van *kiemzak* of *embryozak.*

De mikrosporen geven een rudimentair antheridium met een nauwelijks ontwikkeld prothallium; uit het antheridium ontstaan bij de *Cycadeae* en bij *Ginkgo* een tweetal spermatozoïden, bij de overige *Cycadeae* zijn de mannelijke gameten niet van trilharen voorzien. De megasporen, die men binnen een zaadknop vindt, vormen bij kieming een prothallium, dat geheel binnen den embryozak besloten blijft en waarin zich rudimentaire

archegoniën ontwikkelen. Wij zullen dit ook niet in bizonderheden bespreken, om alleen nog iets langer stil te staan bij

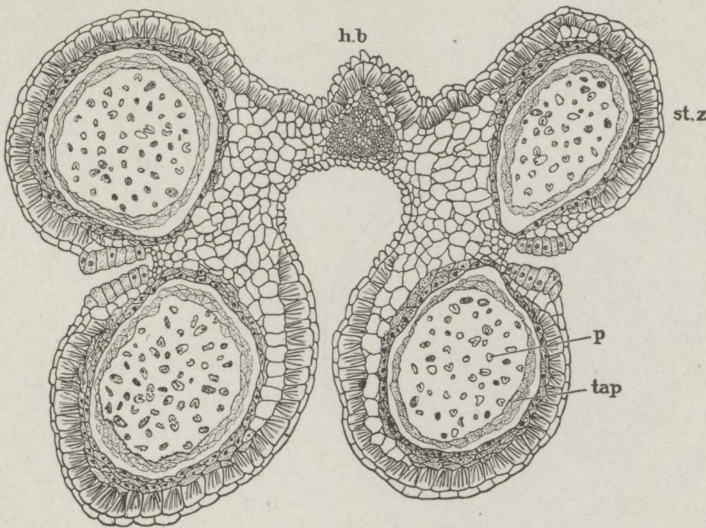


Fig. 227. Dwarse doorsnede door een helmknop van Lilium; *hb.* helmbindsel, *st.z.* stuifmeelzakje, *p.* pollenkorrels, *tap.* tapetum. Vergr. 35.

hetgeen men waarneemt bij de *Angiospermen*, die een nog iets meer gereduceerden gametophyt bezitten.

Wanneer men een bloem van een *Angiosperm* onderzoekt, vindt men daarin meeldraden, die bestaan uit een *helmdraad* of *filament* en uit een *helmknop* of *anthere*. Laatstgenoemde laat op de doorsnede een viertal *stuifmeelzakjes* of *pollenzakjes* zien; dit zijn niets anders dan de mikrosporangiën. In deze zakjes ligt het stuifmeel, zooals fig. 227 doet zien; die stuifmeel- of pollenkorrels zijn dus ook hier homoloog met de mikrosporen.



Fig. 228. Stuifmeelkorrels van Allium ursinum in verschillenden toestand van kieming. Bij 1 nog 2-kernig, in 4 met pollenbuis, waar de kernen zich in begeven. Verg. 225.

Wanneer zulke pollenkorrels onder behoorlijke omstandigheden komen, dus in een oplossing van bepaalde samenstelling of op den stempel van een plant van dezelfde soort, gaan zij kiemen en er

ontstaat een *pollenbuis,* waarin men al spoedig drie cellen onderscheidt: een *vegetatieve* en twee *generatieve* (zie fig. 228). Elk van deze cellen bevat een kern; zelfs is het twijfelachtig of men de grenzen van cellen hier onderscheiden kan, daar er geen celwanden aanwezig zijn; vervangt men het woord cel door kern, dan is men veiliger in zijn wijze van uitdrukken.

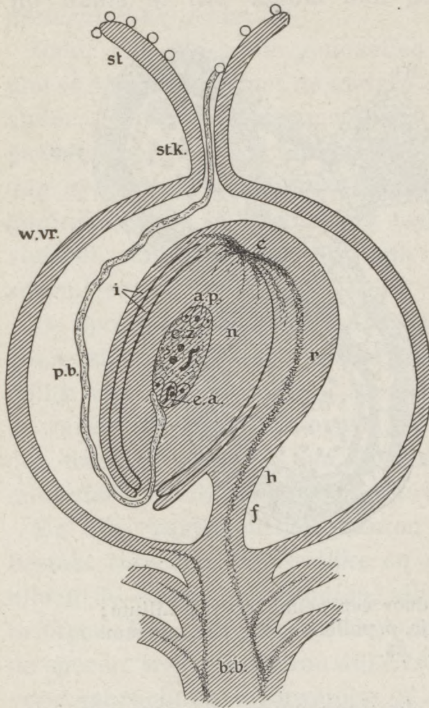


Fig. 229. Schematische voorstelling van een stamper met één zaadknop, overlangs doorgesneden; *st.* stempel, waarop pollenkorrels liggen. Één van deze heeft een pollenbuis *p.b.* gevormd, die door het stijlkanaal *st.k.* heen gegroeid is in de holte van het vruchtbeginsel (*w.vr.* is de wand hiervan). De top van de stuifmeelbuis is binnengedrongen door de mikropyle van den zaadknop en door het nucellusweefsel *n.* gegroeid. De nucellus wordt omgeven door 2 integumenten *i*, die vastzitten bij de chalaza *c.* Deze vormt het uiteinde van de raphe *r*, waardoorheen een vaatbundel dringt, die afkomstig is uit den bloembodem *b.b.* en die, door den funiculus *f* gaande, bij den hilus *h* in den zaadknop dringt. In den nucellus ligt de embryozak *e.z.* met de drie antipoden *a.p.* en de eicel met de twee synergiden *e.a.* De eene generatieve kern uit de pollenbuis is binnengedrongen in de eicel, de andere ligt in den embryozak naast de beide poolkernen.

Binnen de meeldraden ligt de *stamper* (of bij sommige bloemen de stampers). Hieraan onderscheidt men een *vruchtbeginsel,* een *stijl* en een *stempel,* resp. meer stijlen en stempels. Laten wij eens de schematische fig. 229 beschouwen, die een overlangsche doorsnede door een stamper weergeeft, dan zien wij op den stempel (*st.*) pollenkorrels vastgekleefd; verder nemen wij waar, dat er in den stijl een kanaal (*st.k.*) ligt en dat het vruchtbeginsel eveneens hol is. Het geheel is te beschouwen als een vruchtblad, dat om zijn middelnerf is omgevouwen en dat met de randen vergroeid is; die randen dragen nu één of meer *zaadknoppen,* waarvan er in de figuur een enkele is afgebeeld. De rand van het vruchtblad, waarvan de zaadknop a.h.w. een aanhangsel is, draagt den naam van *placenta* en de korte streng, waarmede

de zaadknop aan die placenta vastzit, heet *funiculus* of *navelstreng (f)*, terwijl de inhechtingsplaats van den funiculus aan den zaadknop met den naam van *navel* of *hilus* wordt aangeduid *(h)*.

Bij den zaadknop kan men het eigenlijke lichaam of den *nucellus (n)* onderscheiden, die omgeven wordt door één of twee omhullende *integumenten* of *eivliezen (i)*. Die integumenten liggen los om den nucellus heen, zijn alleen op één enkele plek er mee vergroeid; deze plek duidt men met den naam van *vaatmerk* of *chalaza (ch)* aan. In die chalaza eindigt een vaatbundel, die door

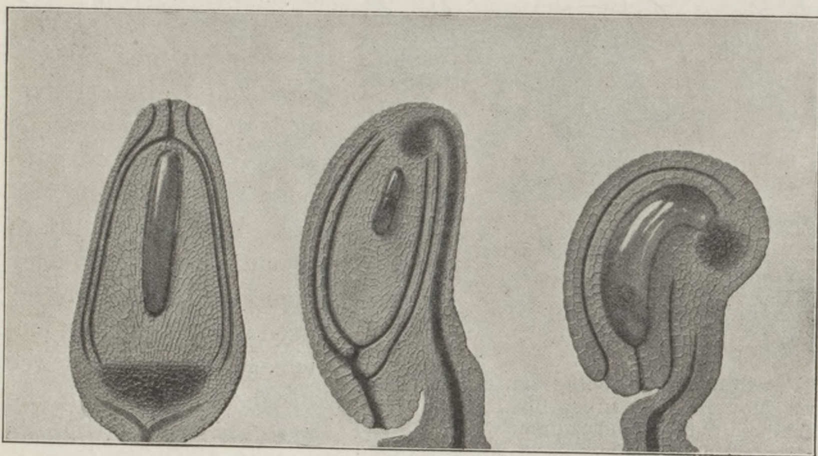


Fig. 230. Schematische voorstellingen van zaadknoppen, naar modellen. In het midden anatroop, links atroop, rechts campylotroop. In alle 3 liggen rondom den nucellus twee integumenten, die alleen aan de chalaza vastgehecht zijn (de vaatbundel, die daarheen loopt, is donker getint) en aan het andere uiteinde de mikropyle open laten. De embryozak vult rechts den geheelen nucellus; links is hij veel kleiner, nog kleiner in het midden.

den hilus is binnengetreden; het weefsel tusschen hilus en chalaza heet de *raphe (r)*. De integumenten laten op één enkele plek een opening over, waar dus de nucellus van buiten af te bereiken is, het *poortje* of de *mikropyle*.

De ligging van deze verschillende deelen is niet bij alle zaadknoppen dezelfde; in fig. 230 zijn de drie voornaamste typen van zaadknoppen schematisch naast elkaar afgebeeld, namelijk de *anatrope* of *omgekeerde* in het midden, de *atrope* of *rechte* links en de *campylotrope* of *gekromde* zaadknop rechts. De figuur zal beter dan een beschrijving duidelijk maken, wat men onder

deze termen verstaat. In de zeer groote meerderheid der gevallen heeft men te maken met anatrope zaadknoppen; atrope komen o.a. voor bij de *Piperaceae,* campylotrope b.v. bij de *Cruciferae* en de *Solaneae.*

Binnen den nucellus ligt een groote holte, die den naam van *embryozak* of *kiemzak (e.z.)* draagt en waarin men aan beide uiteinden drie cellen kan vinden: aan het uiteinde, naar de mikropyle gekeerd, zijn het de *eicel* en de twee *synergiden (e.a.);* aan het tegenovergestelde uiteinde noemt men ze *antipoden (a.p.).* De embryozak is de megaspore en de synergiden plus de antipoden zijn de laatste rest van het prothallium; bovendien moet men daar nog toe rekenen den verderen inhoud van den embryozak, waarin nog twee kernen gelegen zijn, de beide *poolkernen.* Op de homologiseering van deze deelen, die zeer moeilijk is, zullen wij hier overigens niet nader ingaan. Wel is het noodig, nog iets te zeggen, omtrent het ontstaan van den embryozak. Deze vormt zich door deeling van een *embryozakmoedercel* of *megasporemoedercel.* In fig. 231 is aangegeven, hoe de enkele kern daarvan zich deelt (1); dan volgt op het tweekernige stadium (2) het ontstaan van een celwand (3). In ieder van de zoo gevormde cellen vindt een nieuwe kerndeeling plaats, wat in (4) verder te zien is. De bovenste twee kernen gaan met de cellen, waarin zij liggen, te gronde (5); van de onderste twee kernen blijft er ook maar een enkele over, terwijl de andere kern aborteert. Dit kan

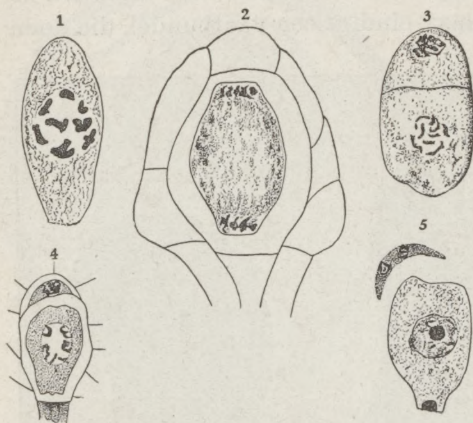


Fig. 231. Ontwikkeling van de megaspore van Mourera fluviatilis. Bij 1 kerndeeling, diakinese, bij 2 eindstadium van de eerste heterotypische deeling, bij 3 is een celwand gevormd, terwijl de beide kernen een homoiotypische deeling doormaken; bij 4 een iets later stadium, waarin de onderste cel zich vergroot heeft, de bovenste platgedrukt wordt; in 5 zijn beide kernen gedeeld; de bovenste twee aborteeren met de cel, waarin zij liggen; in de onderste cel gaat ook één kern te gronde; terwijl de andere de kern wordt van de eenige volledige gevormde megaspore of embryozak. Vergr. van 4 580, van de andere 1000.

geschieden zooals in fig. 231, zonderdat er een celdeeling heeft plaats gehad, maar meestal deelt ook deze cel zich na de kerndeeling nog eens en gaat één van de zoo gevormde cellen te gronde. In de meeste gevallen ontwikkelt zich ten slotte de onderste van de cellen, uit de megaspore-moedercel gevormd, tot embryozak.

Wat er dan verder gebeurt, is reeds vroeger op pag. 50 aan de hand van fig. 30 behandeld. Men zal zich herinneren, dat de kern drie achtereenvolgende deelingen ondergaat, waardoor een 8-tal kernen gevormd worden. Drie daarvan worden tot antipodenkernen, de 3 aan het tegenovergestelde uiteinde worden tot eikern en 2 synergidenkernen; de 2 overblijvende daartusschen zijn de beide poolkernen, die al of niet tot een zoogenaamden secundairen embryozakkern versmelten.

Bij de bevruchting komt nu op een wijze, die nog nader besproken zal worden, een stuifmeelkorrel op den stempel terecht; daar ontstaat een pollenbuis (p.b.), die binnendringt door het stijlkanaal en die zoo de holte van het vruchtbeginsel bereikt, waar de buis ten slotte door de mikropyle heengroeit. Hier legt zij zich aan tegen den nucellus en bereikt ten slotte door het weefsel van den nucellus heen den embryozak. Daar dringen de twee generatieve cellen binnen, waarschijnlijk door een van de synergiden heen. Één daarvan vereenigt zich met de eicel; ten minste de beide kernen versmelten, terwijl de andere versmelt met de beide poolkernen of met den ondertusschen uit de vereeniging van die twee gevormden *secundairen embryozakkern.*

De bevruchte eicel gaat zich nu ontwikkelen tot een *kiem*, waarover wij vroeger bij de morphologie reeds gesproken hebben, zoodat hier daarop niet teruggekomen zal worden. De bevruchte embryozak vult zich met een weefsel, dat als bewaarplaats van reservevoedsel dienst kan doen en dat men *endosperm* noemt; ook dit werd vroeger reeds kort behandeld.

De generatiewisseling is hier dus in zooverre verkort, dat de gametophyt, wat de mannelijke plant betreft, bestaat uit de stuifmeelkorrel en de daaruit te voorschijn gekomen drie cellen, de vrouwelijke uit den embryozak met de eicel plus synergiden, en antipoden en poolkernen; in enkele gevallen is de reductie zelfs nog verder gegaan, zooals bij de teunisbloem *(Oenothera)*, waar de drie antipoden en de onderste poolkern zijn weggevallen.

Laten wij ook nog even vaststellen, dat na bevruchting dus uit de eicel de kiem ontstaat, uit den embryozak het endosperm, uit den nucellus het *perisperm* (waar dit aanwezig is), uit den zaadknop het zaad en uit het vruchtbeginsel de vrucht.

In het laatste gedeelte van deze § werd reeds meer dan eens er op gewezen, dat bij de bevruchting een versmelting van kernen plaats heeft. Het zal goed zijn, dit verschijnsel, dat van zoo groot belang is voor de geheele opvatting omtrent de erfelijkheid, iets uitvoeriger te behandelen en daaraan een afzonderlijke § te wijden.

§ 44. Het gedrag van de kernen bij de bevruchting.

Wanneer men gameten onderzoekt, zal men vinden, dat deze altijd voorzien zijn van een kern, dat het er zelfs naar uitziet, alsof die kern het hoofdbestanddeel der gameten uitmaakt. Immers beschouwt men de kleine mannelijke cellen, die men spermatozoïden noemt, dan blijkt, dat het hoofdbestanddeel van hun protoplast de kern is, dat men bijna zeggen kan: het is een kern, die in een nauwelijks zichtbare hoeveelheid cytoplasma als in een schuitje ligt, dat met behulp van enkele trilharen wordt voortbewogen en dat zoo naar de vrouwelijke cel wordt gebracht.

Heeft eenmaal de versmelting van de beide gameten plaats gehad, dan ziet men den mannelijken kern langzamerhand naar het midden van de vrouwelijke cel toegaan en hier vindt de vereeniging van de beide kernen plaats. Men is er meer en meer toe gekomen, de versmelting van de beide kernen als het essentieele van het geheele bevruchtingsproces te beschouwen.

Slechts in zeer enkele gevallen kan men in de levende cel de vereeniging van die kernen waarnemen; meestal moet men daarvoor de cellen eerst fixeeren en daarna tot kleuringen zijn toevlucht nemen. Door dan op verschillende tijdstippen na de samenbrenging van de beide gameten de fixeering uit te voeren, kan men echter toch het geheele proces volgen.

Er zijn enkele gevallen bekend geworden, waar het den indruk maakt, alsof de bevruchting zonder kernversmelting zou plaats hebben; maar die indruk is dan toch schijn, zooals aan een voorbeeld gedemonstreerd zal worden. Ik heb het oog op de roestzwammen of *Uredineae;* over deze schimmels als parasieten van hoogere planten werd reeds meer dan eens gesproken.

In een bepaald ontwikkelingsstadium vormen deze op de voedsterplant, waarop zij leven, bekertjes, die gevuld zijn met een groot aantal sporen; men spreekt dan van *aecidiumbekers* en van *aecidiosporen*. Fig. 232 geeft een afbeelding van zulk een beker met sporen; men kan ze bij ons in het voorjaar b.v. dikwijls vinden op de *Berberis* of op de wegedoorn. Dergelijke sporen ontstaan in lange rijen, en een onder oek leert, dat zij tweekernig zijn; die beide kernen zijn afkomstig uit verschillende cellen, hoewel

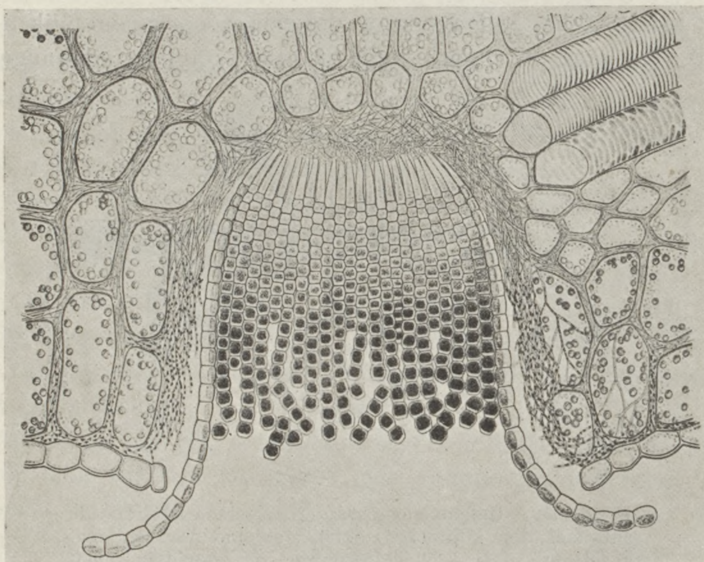


Fig. 232. Blad met aecidiumbeker aan de onderzijde. In het bladweefsel het mycelium van de parasitische schimmel; de omhulling van het aecidium, het zoogenaamde peridium, heeft zich geopend; daarbinnen de ketens van aecidiosporen. Volgens KNY.

zij niet altijd op dezelfde wijze in één enkele cel terecht komen. Laten wij alleen het geval noemen, waar in het basale deel van een jongen beker telkens twee éénkernige cellen met elkaar copuleeren en waar dan dus de kern uit de eene cel in de andere terecht komt. Die tweekernige cel nu is de moedercel, die door haar deelingen een rij van aecidiosporen doet ontstaan. Bij elke deeling deelen zich dan ook beide kernen te gelijkertijd; zij zijn, zooals men dat noemt, *geconjugeerd*.

Wanneer ulk een aecidiospore op een geschikte voedsterplant

terecht komt, kan zij kiemen en die plant, meestal een gras, infecteeren. Bij onderzoek blijkt, dat dan het geheele mycelium cellen bevat met twee geconjugeerde kernen en dat ditzelfde het geval is met de twee vormen van sporen, die hierop kunnen ontstaan, de *uredo-* of *zomersporen* en de *teleuto-* of *wintersporen*. Kiemt een uredospore, dan gaat het weer juist zooals bij de aecidiosporen beschreven is, maar bij de teleutosporen wordt het anders.

Een dergelijke teleutospore kan uit één of meer cellen bestaan, maar in elk geval is ieder van de cellen oorspronkelijk tweekernig. Na haar ontstaan maakt zij in het ongunstige jaargetijde

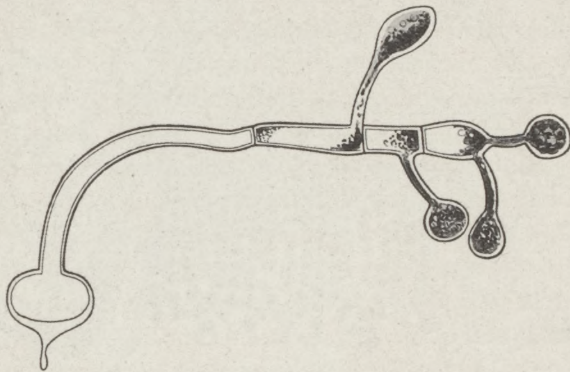


Fig. 233. Teleutospore van Hemileia vastatrix (de schimmel der koffiebladziekte), gekiemd tot een promycelium, dat 4 basidiosporen of sporidiën heeft voortgebracht.

een rustperiode door, bij ons dus gedurende den winter, terwijl zij in het voorjaar bij gunstige condities tot kieming overgaat. Hoe zulk een kieming plaats heeft, kan men zien in fig. 233, waar een teleutospore van *Hemileia vastatrix,* de schimmel van de koffiebladziekte, is afgebeeld, die een zoogenaamd *promycelium* heeft gevormd met vier *basidiosporen* of *sporidiën. Hemileia* is een *Uredinee,* die in verschillende opzichten eenigszins afwijkende eigenschappen vertoont; wij zullen er daarom dan ook niet verder op ingaan, nu de plant ons alleen gediend heeft om een illustratie van een promycelium met basidiosporen te geven.

Een onderzoek van de kernen doet zien, dat de teleutosporen, die oorspronkelijk tweekernige cellen hadden, vóór de kieming

éénkernig worden, daar de beide kernen met elkaar versmelten. Daarna treden twee achtereenvolgende deelingen op, zoodanig, dat elke basidiospore één kern bevat. De basidiosporen kunnen nu een voedsterplant infecteeren, in het eerst door mij genoemde geval dus b.v. een *Berberis* of een wegedoorn, waarop dan weer aecidiosporen gevormd worden.

Men kan de zaak dus zoo opvatten, alsof bij de bevruchting niet dadelijk een kernversmelting plaats heeft, maar alsof deze kernversmelting verschoven is tot in de teleutospore. Iets dergelijks vindt men bij een aantal *Ascomyceten,* maar het lijkt niet gewenscht, die tamelijk gecompliceerde verschijnselen hier verder in bizonderheden na te gaan, vooral ook, omdat ten slotte bij deze schimmels het bevruchtingsproces zich anders voordoet dan bij de groote meerderheid der levende wezens.

Een nadere beschouwing van die groote meerderheid van gevallen, waar de kernversmelting dadelijk bij de bevruchting plaats heeft, doet echter zien, dat het onderscheid niet zoo diep gaat, als het op het eerste gezicht wel lijkt. Om dit echter te begrijpen, moeten wij iets meer gaan letten op de fijnere struktuur van de kernen en meer in het bizonder het oog vestigen op de chromosomen.

Vroeger hebben wij geconstateerd, dat bij iedere gewone kerndeeling zich uit het kernskelet een aantal chromosomen differentieert, waarvan het getal voor elke soort constant is. Wat gebeurt er nu bij de bevruchting? Het onderzoek heeft geleerd, dat daarbij een kern ontstaat, die een aantal chromosomen bezit, dat het dubbele is van dat in de eicel of in de spermatozoïde. Het is dus wel begrijpelijk, dat er ergens in het leven van de plant een proces moet plaats grijpen, dat neerkomt op een terugbrengen van het aantal chromosomen op de helft van dat, hetwelk bij de bevruchting in den kern van de zygote gevonden wordt. Dit proces wordt bestempeld met den naam van *reductiedeeling.*

Hoe die reductiedeeling plaats heeft, zullen wij zoo straks nader bespreken; nu willen wij vooreerst constateeren, dat dus bij de planten met geslachtelijke voortplanting steeds twee *phasen* met elkaar afwisselen, een met het enkele aantal, dus met n chromosomen, de *haploïde phase,* en na de bevruchting een *diploïde phase* met $2n$ chromosomen en de vraag is, wanneer de diploïde phase in de haploïde overgaat.

Bij een aantal lagere planten vindt de reductiedeeling dadelijk na de bevruchting plaats en daar is dus alleen de zygote diploïd, maar de eerste deeling, die zich voordoet, brengt reeds weer het aantal chromosomen terug op *n*. Noemen wij als voorbeelden *Chara* en *Nitella*, de kranswieren, die men zoo dikwijls in onze slooten aantreft.

Veel meer doet zich echter het geval voor, dat er een aantal kerndeelingen zijn tusschengeschoven met het diploïde aantal chromosomen. Zoo kan het zich b.v. voordoen bij de reeds vroeger besproken roode *Florideae*, waar na de bevruchting uit de zygote sporogene draden ontstaan met cellen, die kernen bezitten met 2*n* chromosomen; daaruit ontwikkelen zich dan ook planten, die geheel en al diploïd zijn en deze vormen zoogenaamde *tetrasporen*, d.w.z. er ontstaan 4 sporen uit een sporangium en bij dit proces wordt het aantal chromosomen op de helft gereduceerd. De tetrasporen doen dan een haploïde plant ontstaan, die weer geslachtsorganen draagt en zoo ziet men hier een generatiewisseling, die met phasenwisseling gepaard gaat. Men zij er echter op bedacht, dat dit niet bij alle *Florideae* op dezelfde wijze geschiedt; het zou ons te ver voeren, wilden wij dit nader uiteen zetten.

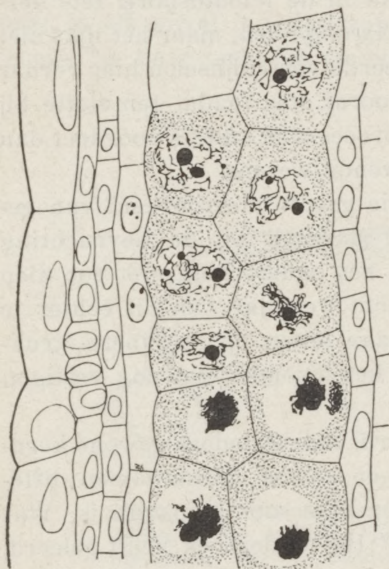


Fig. 234. Pollenmoedercellen van suikerriet, waar de kern verschillende opvolgende stadia van reductiedeeling vertoont; beneden synapsis. Volgens BREMER.

In het geval van de roestzwammen vindt de versmelting van de beide kernen in de teleutospore plaats en de eerste deeling, die daarop volgt, is een reductiedeeling, zoodat het diploïde en het haploïde aantal chromosomen hier ook eigenlijk steeds in verschillende kernen gelegen is, behalve een kort oogenblik dadelijk voor de reductie.

Wanneer wij ons thans tot de hoogere planten wenden, waar

de reeds besproken generatiewisseling wordt aangetroffen, dan blijkt, dat daar met generatiewisseling samengaat phasenwisseling en wel zoodanig, dat de gametophyt haploïd en de sporophyt diploïd is. De reductie van het aantal chromosomen moet dus plaats hebben op het oogenblik, waarop de gametophyt ontstaat, dat is op het oogenblik, waarop de spore gevormd wordt. De sporemoedercel deelt zich daarbij steeds in vier cellen; er vindt een zoogenaamde *tetradendeeling* plaats en zulk een tetradendeeling is het heele plantenrijk door (en ook bij alle dieren) het kenmerk van een reductiedeeling.

Wil men dus reductiedeeling zien, dan kan men gebruik maken van varens met jonge sporangiën, waarin de *sporemoedercellen* zich gaan deelen, of men kan ditzelfde nagaan in het sporogonium van de mossen. Ook kan men gebruik maken van de mikrosporen der hoogere planten; bij de deeling van de pollenmoedercellen in vier stuifmeelkorrels zal men dus eveneens de reductie moeten kunnen waarnemen en ten slotte ook bij de deeling van de embryozakmoedercel; maar deze laatste wordt voor de bestudeering van dit proces weinig gebezigd, omdat men daar slechts met één enkele deeling te maken heeft en de kans dus niet zeer groot is, dat men veel daarvan te zien krijgt.

Bij de reductiedeeling ziet men twee deelingen, die onmiddellijk op elkaar volgen, die men samen *allotypische* of *atypische* kerndeeling noemt, terwijl men de eerste van de twee bestempelt met den naam *heterotypische*, de tweede met den naam *homotypische* of *homoiotypische* kerndeeling.

In fig. 234 vindt men eenige pollenmoedercellen van het suikerriet afgebeeld, die eenige opvolgende stadiën van heterotypische deeling vertoonen; de reductiedeeling is ook min of meer te zien bij het ontstaan van den embryozak, reeds aan de hand van fig. 231 besproken. Maar meer in bizonderheden kan de heterotypische deeling behandeld worden door te wijzen naar fig. 235, waar enkele stadiën van de deeling voor de sporemoedercellen van het koningsvaren, *Osmunda regalis*, zijn weergegeven. Het begin is altijd een samenballing van de chromatinemassa in een hoek van den kern, waarbij men dit stadium aanduidt met den naam *synapsis* (fig. 234). Wat er in die synapsis geschiedt, is niet precies bekend; maar wel ziet men daarna een draad zich uit die samengebalde massa losmaken,

waarbij die draad eerst in lussen ligt; elk van die lussen blijkt dubbel te zijn en zoo komt men tot een stadium (fig. 234, 235, *a* en *b*), dat met den naam *leptonema* wordt aangeduid. Nu verdeelt de draad zich in een aantal chromosomen, dat de helft blijkt te zijn van het diploïde aantal, maar elk van die chromosomen is dubbel, bestaat uit twee overlangsche helften. De meeste

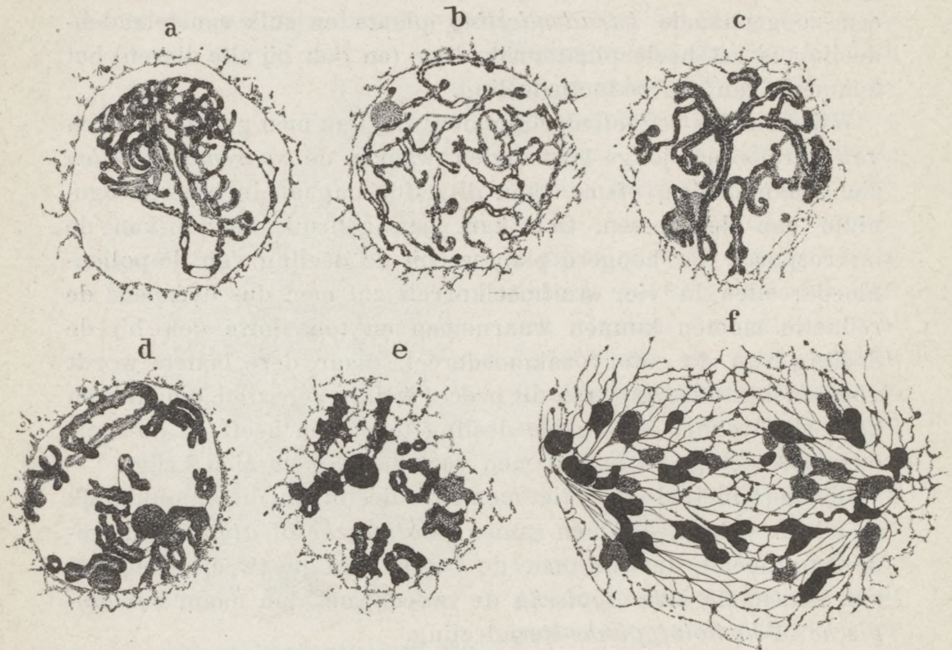


Fig. 235. Verschillende stadia van de reductiedeeling in de sporemoedercellen van Osmunda regalis. Bij *a* maakt zich de dubbele draad los uit de synapsis, komt zoo bij *b* in het leptonemastadium, dat in *c* en *d* overgaat in de diakinese *e*; bij *f* het uiteenwijken der monovalente chromosomen. Naar Miss DIGBY.

onderzoekers stellen zich voor, dat die dubbele chromosomen zoo geworden zijn, doordien zich twee enkelvoudige chromosomen tegen elkaar aangelegd hebben; ondertusschen (fig. 235, *c* en *d*) verkorten de dubbelchromosomen, de *gemini*, zich, totdat zij in het *diakinese*-stadium (fig. 235, *e*, 231, 1) zich in het aequatorvlak gerangschikt hebben. Te gelijker tijd heeft zich een achromatische figuur uit het cytoplasma gedifferentieerd, die eerst een multipolaire spoel is en die langzamerhand overgaat in een

bipolaire spoel. Daarlangs gaat nu van elk der gemini een overlangsche helft naar een van de polen toe (fig. 234 *f*). Volgens de hier gegeven voorstelling is dat dus niet meer een half chromosoom, zooals bij een gewone deeling, maar heeft men hier te doen met twee geheele chromosomen, die naar de polen toegaan. Er vormen zich nu twee nieuwe kernen, maar voordat dit proces nog afgeloopen is, begint de volgende deeling, die zelfs al een heel stuk terug vervolgd kan worden, omdat de overlangsche splijting van de chromosomen reeds te zien was in het gemini-stadium, zoodat ieder van die gemini uit een viertal overlangsche deelen bestond. Overigens verloopt de homoiotypische deeling geheel gelijk aan iedere andere en er ontstaan zoo dus vier kernen, ieder met het gereduceerde aantal chromosomen, waarbij dan op die kerndeeling ook hier telkens een celdeeling volgt.

Uit het voorgaande blijkt reeds, dat de eigenlijke reductie plaats heeft tijdens de heterotypische kerndeeling en dat zij in wezen hierin bestaat, dat zich twee enkelvoudige chromosomen tegen elkaar aan leggen, die dan in de anaphase uiteenwijken. De mogelijkheid moet natuurlijk in het oog worden gehouden, dat tijdens de aaneenlegging een uitwisseling van de twee chromosomen zou kunnen plaats hebben. Deze laatste mogelijkheid heeft aanleiding gegeven, dat men in de synapsis het eigenlijke proces van de bevruchting is gaan zien.

Om dat duidelijk te maken, is het noodig, eerst nog even op iets anders te wijzen. Er bestaan een aantal planten, waar niet alle chromosomen even groot zijn, en daar liggen die chromosomen nu steeds tot paren geordend. Men kan dus b.v. aantreffen één paar lange, één paar middelgroote en één paar kleine chromosomen; bij elke kerndeeling komt diezelfde constellatie weer voor den dag. Bij de reductiedeeling ziet men dan, dat de nieuwe kernen van elk paar er één krijgen, dus één lange, één middelgroote en één korte. Stellen wij ons nu voor, dat er later een bevruchting plaats heeft, dan zal daarbij de diploïde verhouding weer teruggekeerd zijn en dan wordt het ook duidelijk, dat van elk stel het éène chromosoom afkomstig is van de vaderplant, het andere van de moederplant.

Wanneer men nu nog de hypothese erbij maakt, dat de chromosomen hun individualiteit in den rustenden kern behouden,

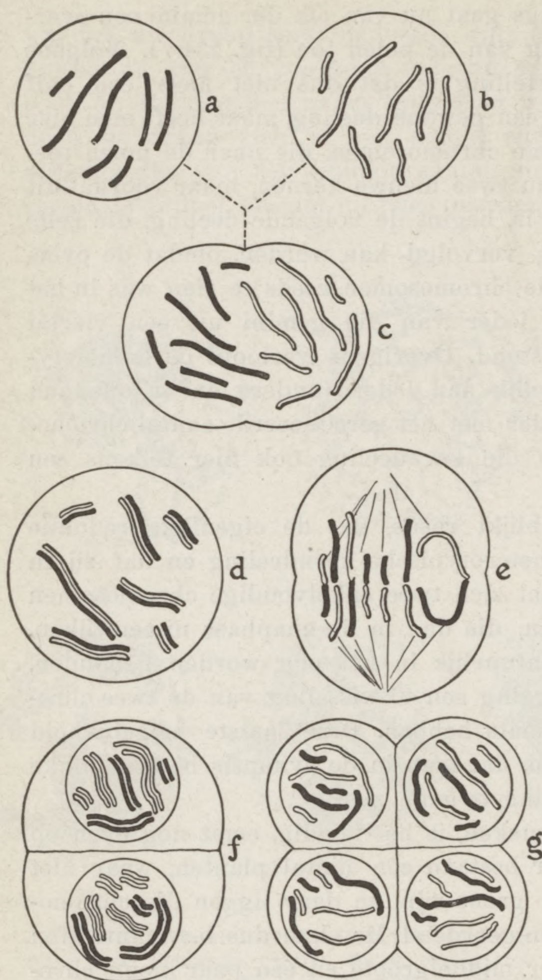


Fig. 236. Schematische voorstelling van bevruchting en reductiedeeling; *a* en *b* zijn twee gameten ieder met 7 chromosomen van verschillende lengte, die zich bij *c* geslachtelijk vereenigen. Bij de reductiedeeling leggen zich de vaderlijke en moederlijke chromosomen van overeenkomstige lengte tegen elkaar (*d*) en wijken daarna bij *e* uiteen, waarbij het toeval uitmaakt, welke vaderlijke chromosomen in de eene, welke in de andere kern terecht komen. In *f* de daarop volgende homoiotypische deeling, waarbij elk van deze chromosomen overlangs gesplitst wordt. Daardoor ontstaan de vier cellen *g* (tetradendeeling), die twee aan twee genotypisch gelijk zijn. Naar Rosenberg.

dan is de redeneering volledig. Die hypothese is niet al te gewaagd, vooral omdat er gevallen zijn, waar men inderdaad ook in de rustende kernen de grenzen van de chromosomen nog herkennen kan; zoo b.v. bij de kernen van het geslacht *Drosera* volgens onderzoekingen van Rosenberg.

Na het bovenstaande is het dus duidelijk, dat bij de reductiedeeling iets plaats heeft op de wijze, als in fig. 236 schematisch is weergegeven. Een vaderlijk en een moederlijk chromosoom — of beter de afstammelingen van die chromosomen na een eindelooze reeks van deelingen, — leggen zich tegen elkaar aan in het synapsisstadium; daarna wijken zij uiteen, zoodat in de nieuwe kernen, dus ook in de geslachtscellen, òf het vaderlijk, òf het overeenkomstige moederlijke chromosoom terecht komt. Maar het zal ook wel

duidelijk zijn, dat, wanneer er meer stellen chromosomen zijn, het toeval kan beslissen, wat er in elke geslachtscel terecht zal komen. Nemen wij toch drie stel chromosomen aan, waarbij het eene met een groote, het andere met een kleine letter wordt aangeduid, dan liggen vóór de reductiedeeling in de kernen de chromosomen A, a, B, b, C en c. In de geslachtscellen zullen de volgende combinaties mogelijk zijn: ABC tegenover abc, maar ook ABc tegenover abC, AbC tegenover aBc en aBC tegenover Abc, zoodat er dus 8 verschillende geslachtscellen denkbaar zijn.

Na de bespreking van de erfelijkheidsverschijnselen komen wij op dit alles nogeens terug. Nu wil ik er alleen op wijzen, dat dus ook bij de planten, waar bij de bevruchting de kernen versmelten, van een eigenlijke doordringing van de hoofdkernbestanddeelen geen sprake is vóór de synapsis; de chromosomen liggen eenvoudig naast elkaar in hetzelfde kernomhulsel. Een zeer groot verschil, met hetgeen wij bij de *Uredineae* zagen geschieden, waar de kernen in hun geheel hun zelfstandigheid behouden, levert dit eigenlijk niet op.

§ 45. Parthenogenesis en apogamie.

Reeds tamelijk lang weet men door de onderzoekingen van de Bary, dat er varens voorkomen, waar uit het prothallium een jonge varenplant ontstaat, zonder dat zich daaraan een archegonium heeft ontwikkeld; het verschijnsel werd door den ontdekker bestempeld met den naam *apogamie*.

Wanneer wij dezen term blijven behouden, dan zullen wij dus van apogamie spreken, wanneer een willekeurige cel van het prothallium, of algemeener van den gametophyt, gaat uitgroeien tot een volwassen sporophyt.

Men heeft zich natuurlijk afgevraagd, hoe zoo iets mogelijk is, wanneer men in aanmerking neemt, dat de gametophyt het gereduceerde aantal chromosomen bezit. De verklaring is niet altijd dezelfde gebleken. In één geval is waargenomen, dat van twee aangrenzende cellen van het prothallium de kernen met elkaar gingen versmelten. Hoewel het niet streng bewezen is, kan men toch wel aannemen, dat een cel met een dergelijken dubbelkern in staat is tot een nieuwe diploïde sporophyt uit te groeien.

In een ander geval bleek de reductiedeeling bij het ontstaan

der sporen niet plaats te hebben en het was dus begrijpelijk, dat dan ook *elke* cel van het prothallium potentieel in staat was een nieuwe sporeplant voort te brengen.

In aansluiting hieraan zou dan nog een ander verschijnsel kunnen worden besproken, waar namelijk een varenblad direct, zonder vorming van sporen, prothalliën voortbrengt; men spreekt dan van *aposporie* en het is ten slotte niets anders dan een meer extreem geval, van hetgeen zooeven vermeld werd, waar de reductiedeeling bij het ontstaan van de sporen was uitgevallen.

Naast het verschijnsel van de apogamie staat de *parthenogenesis,* d.w.z. de ontwikkeling van een vrouwelijke cel tot volwassen individu, zonder dat bevruchting heeft plaats gehad. Daarbij kan men dan nog twee vormen onderscheiden: de *somatische parthenogenesis,* waar een vrouwelijke cel met het diploïde aantal chromosomen zich gaat ontwikkelen, en de *generatieve parthenogenesis,* waar men te doen heeft met een eicel, die het gereduceerde aantal chromosomen bezit en die zich toch ontwikkelt tot een volwassen individu. Er zijn sommige onderzoekers, die alleen in het laatste geval van parthenogenesis willen spreken en die dan de somatische parthenogenesis onderbrengen onder de apogamie. Het is hier ten deele een kwestie van definitie, maar toch lijkt het verstandiger voor het goed begrijpen van deze verschijnselen, om de nomenclatuur te bezigen, zooals die hiervoor werd uiteengezet.

Generatieve parthenogenesis is totnutoe in het plantenrijk niet gevonden; daarentegen is de somatische zeer verspreid in allerlei afdeelingen van het plantensysteem.

Zoo blijkt de gewone paardebloem zaad te zetten, zonder dat er bestuiving heeft plaats gehad; men kan bij een bloemhoofdje met een scheermes alle bovenste deelen van de bloemen wegsnijden en daarmee niet alleen alle helmknoppen, maar ook alle stempels, waardoor de mogelijkheid van een bestuiving wordt uitgesloten; toch ontstaan rijpe vruchten, die dan alleen geen vruchtpluis dragen. Men heeft trouwens kunnen aantoonen, dat de soorten van het geslacht *Taraxacum* nooit bestoven worden, hoewel zij groote hoeveelheden stuifmeel voortbrengen. Tevens heeft het cytologisch onderzoek geleerd, dat bij de vorming van den embryozak bij de paardebloem geen reductiedeeling plaats heeft.

Ook bij andere *Compositae* is het voorkomen van somatische

parthenogenesis geconstateerd, zoo bij soorten van het geslacht *Hieracium*, havikskruid, en bij *Antennaria*soorten (niet bij onze inlandsche *Antennaria dioica*). Men schrijft het hieraan ook toe, dat er van deze geslachten zulk een groot aantal vormen voorkomen, die bij uitzaaiïng constant blijken te zijn, omdat immers kruising met andere soorten is buitengesloten. Men vindt echter ook een aantal *Hieracium*soorten, die wel bevruchting noodig hebben en die dan ook bastaarden kunnen vormen.

Het zou geen zin hebben, hier alle gevallen van parthenogenesis, die in het plantenrijk bekend zijn geworden, te behandelen. Laat ik er alleen als voorbeeld nog enkele noemen; zoo onder de *Rosaceae* verschillende soorten van het geslacht *Alchemilla* (vrouwenmantel), onder de *Ranunculaceae* een aantal soorten van het geslacht *Thalictrum*, verder sommige soorten van *Ficus*, enz. Wil men voorbeelden van lagere planten, dan noem ik *Chara crinita*, die jaren lang gegolden heeft als het eenige voorbeeld van echte generatieve parthenogenesis in het plantenrijk, totdat nu enkele jaren geleden door Ernst is aangetoond, dat men zich hierin vergist had en dat ook hier somatische parthenogenesis voorkomt.

Laat ik er verder op wijzen, dat door sommigen verondersteld wordt, dat bastaardeering oorzaak zou zijn van de verschijnselen van parthenogenesis of apogamie, terwijl anderen die meening onjuist achten.

Het schijnt goed, verder te vermelden, dat er uit onderzoekingen van Loeb gebleken is, dat de werking van de mannelijke cel bij de gewone bevruchting ten deele bestaat in het veroorzaken van de ontwikkeling van de eicel en dat men dien aanstoot tot ontwikkeling ook op andere wijze tot stand kan brengen. Het is hem toch, vooral bij eieren van *Echiniden* gelukt, de ontwikkeling van onbevruchte eicellen te verkrijgen door de inwerking van bepaalde scheikundige stoffen; volwassen individuën zijn echter op deze wijze nog nooit ontstaan.

In aansluiting aan het bovenstaande kan er verder nog op gewezen worden, dat in den laatsten tijd cellen gevonden zijn met een abnormaal groot aantal chromosomen; vooral Winkler heeft die vergrooting van het aantal chromosomen bij *Solanum*soorten experimenteel tot stand kunnen brengen, al moet ook erkend worden, dat hij het verschijnsel nog niet geheel in zijn

macht heeft. Zoo kreeg hij *tetraploïde Solanum*rassen — dus met $4n$ chromosomen — en het merkwaardige hiervan was, dat deze in alle opzichten tot de reuzen gerekend moeten worden; in dit verband zullen wij later ook nog een van de *Oenothera's* van DE VRIES moeten beschouwen, namelijk de *Oenothera gigas*.

§ 46. OVERBRENGING DER MANNELIJKE CELLEN OP DE VROUWELIJKE ORGANEN.

Wij hebben er bij de lagere planten op gewezen, dat in de meeste gevallen de mannelijke cellen voorzien zijn van eigen bewegingsorganen en dat zij zoo in staat zijn de vrouwelijke cellen te bereiken; enkele uitzonderingen werden ook besproken. Wanneer wij die verder buiten beschouwing laten, is het dus wel duidelijk, dat hier overal water noodig is voor de overbrenging van de mannelijke naar de vrouwelijke gameten. Daar kan dan nog bij komen, dat de vrouwelijke cellen of organen stoffen afscheiden, die positief chemotaktisch werken op de mannelijke geslachtscellen.

Water is in elk geval noodig, en datzelfde kan ook nog gezegd worden van zulke planten als de *Bryophyten* en de *Pteridophyten*, die weliswaar reeds aan het luchtleven zijn aangepast, maar die toch nog in hun stadium van gametophyt over water, zij het maar in den vorm van druppels, moeten kunnen beschikken.

Langzamerhand hooger klimmende in het plantenrijk komen wij dan echter tot gevallen, waar de mannelijke sporen, de mikrosporen of stuifmeelkorrels, op de een of andere wijze overgebracht moeten worden op het vrouwelijk orgaan, wil er van bevruchting sprake zijn. Hebben zij eenmaal den stempel bereikt, dan zal er mogelijkheid zijn tot de vorming van een stuifmeelbuis en zoodoende tot het tot stand komen van de bevruchting. Bij de *Gymnospermen*, waar geen stempel is, vindt men op het vruchtblad of op den zaadknop dan toch altijd iets als een pollenkamer, waar de stuifmeelkorrele terecht moeten komen en waar zij in enkele gevallen alleen een stuifmeelbuis vormen, in andere, zooals boven reeds gezegd werd, bewegelijke spermatozoïden doen ontstaan.

De overbrenging van het stuifmeel op den stempel kan nu op drie manieren geschieden: door den wind, door het water of door dieren.

Beschouwen wij eerst de *windbestuiving* of *anemophilie,* dan is het te begrijpen, dat het zoo buitengewoon lichte stuifmeel gemakkelijk door luchtstroomen kan worden meegenomen. Iedereen kent het verschijnsel bij den gewonen den, waar heele wolken stuifmeel door de lucht kunnen worden voortbewogen; dergelijke verschijnselen hebben aanleiding gegeven tot de volkssprookjes van zwavelregens.

Het stuifmeel van windbloemen is niet kleverig en niet ruw, daarbij zeer droog, somtijds nog lichter gemaakt door twee luchtblazen, zooals bij den den; bovendien hangen de bloemen dikwijls in katjes, die door den wind heen en weer bewogen worden, of er zijn lange filamenten, zooals bij de grassen; een enkele maal wordt het stuifmeel weggeslingerd door plotselinge strekking van de filamenten, die in den knop opgerold waren, zooals bij de bloemen van *Pilea.*

Het oppervlak van de stempels van windbloemen is meestal groot; de stempels zijn penseelvormig, zooals bij den hazelaar, of veervormig, zooals bij de meeste grassen, of draadvormig, zooals bij de mais. Daar komt dan verder bij, dat windbestuiving alleen regel is bij zulke bloemen, die vóór de bladen voor den dag komen, dus bij de in het voorjaar bloeiende boomen, zooals de hazelaar, de eik, de els, de berk, enz. Windbloemen zijn verder steeds kleurloos en reukeloos, worden dan ook niet door insecten bezocht.

Het overbrengen van het stuifmeel door water, de *hydrophilie,* is natuurlijk zeldzaam, daar ook de meeste waterplanten hun bloemen in de lucht ontplooien. Als voorbeeld noem ik hier het zeegras, dat zooveel langs onze kusten voorkomt en wel in twee soorten, beide behoorend tot het geslacht *Zostera,* waar het pollen een specifiek gewicht bezit, gelijk aan dat van het zeewater, en waar het dus al zwevend door stroomingen op de stempels wordt overgebracht. Een tweede voorbeeld vindt men bij de Zuid-Europeesche *Vallisneria spiralis,* die bij ons wel gekweekt wordt. Hier raken de mannelijke bloemen los en drijven dan op de oppervlakte van het water; nadat zij zich geopend hebben, komen zij al drijvende tegen de vrouwelijke bloemen aan; deze zitten op stelen, die zich zoodanig gestrekt hebben, dat zij ook aan de oppervlakte van het water terecht zijn gekomen. Na de bestuiving rolt de steel zich spiraalvormig op, waardoor de vruchten weer naar beneden worden getrokken;

de soortsnaam heeft natuurlijk betrekking op deze eigenschap.

Veel algemeener is daarentegen het verschijnsel, dat de bestuiving plaats heeft door dieren. Dat kunnen zijn vleermuizen, of beter kalongs (*Freycinetia* op Java), of slakken (bloemen van *Calla palustris* en van *Chrysosplenium*); in dit laatste geval spreekt men van *malakophilie*. Meer doet zich het geval voor, dat de bestuiving geschiedt door vogels; men spreekt dan van *ornithophilie* en treft dit verschijnsel o.a. aan in Zuid-Amerika, waar het stuifmeel van bloemen van *Marcgravia, Fejoa* en *Abutilon* overgebracht wordt door colibri's en in Insulinde, waar honigvogels o.a. de bestuiving bij soorten van het geslacht *Hibiscus* bewerken.

Dit zijn echter alles weinig voorkomende gevallen, terwijl daarentegen de overbrenging van het stuifmeel door insecten zeer algemeen verspreid is. Men noemt dit verschijnsel *entomophilie*. Het pollen is hier niet droog en meelachtig, zooals bij de windbloemen, maar hetzij kleverig of van wratjes en uitsteeksels voorzien, zoodat het gemakkelijk aan de dieren blijft kleven. Hoewel de hoeveelheid van het stuifmeel hier veel geringer is dan bij de windbloemen, is de bestuiving toch veel beter verzekerd; niettegenstaande dit, zijn de stempels dikwijls klein.

Hoewel er onderzoekers zijn, die meenen, dat de kleuren der bloemen door de meeste insecten niet zouden worden waargenomen, wordt toch door proeven van den laatsten tijd aangetoond, dat de bloemen zoowel door hun kleuren als door hun geuren voor de insecten waarneembaar zijn. De eigenlijke aanlokking bestaat natuurlijk niet hierin, maar in de afscheiding van honig in *nectariën,* of in de vorming van meer stuifmeel dan voor de bevruchting noodig is, zoodat dit pollen meegenomen kan worden, of in de aanwezigheid van sommige vleezige bloemdeelen, die door de insecten gegeten worden.

De honig ligt in vele gevallen open en bloot, zooals bij de familie der schermbloemigen of *Umbelliferae;* daar kunnen ook de domste insecten den honig bereiken. Moeilijker wordt dit, wanneer de honig op den bodem van een bloemkroonbuis te vinden is, zooals bij de doovenetel, of nog lastiger, wanneer er een spoor is, die als verzamelplaats van den honig dienst doet. Dan kunnen ten slotte alleen nog maar enkele insecten, behoorende tot de *Lepidoptera* en *Hymenoptera* den honig bereiken en voor de bestuiving zorgdragen.

Zooals reeds gezegd werd, worden de bloemen uit de verte waargenomen door hun kleur en hun geur. Die twee kunnen samen voorkomen, maar groene insectenbloemen, zooals *Reseda* en *Vitis*, zijn altijd sterk geurend. De kleur is meestal te vinden in de bloem zelf en daar vooreerst in de bloemkroon, maar ook wel, zooals bij de *Ranunculaceae* in den kelk, of zooals bij de *Myrtaceae* en de *Mimoseae* in de meeldraden. Kleine bloemen staan dikwijls dicht bijeen in een bloeiwijze, waardoor zij duidelijker zichtbaar worden, dus in schermen of hoofdjes; daarbij kunnen sommige bloemen dan nog een bizonder aanlokkingsmiddel vormen, zooals sommige straalbloempjes bij de *Compositae*, vooral de buitenste onvruchtbare van de korenbloem, of de steriele bloemen van de Geldersche roos of van de hortensia. Ook deelen buiten de bloem kunnen als aanlokkingsmiddel dienst doen, zooals schutbladen bij de aronskelken, of bij de tegenwoordig zooveel gekweekte *Bougainvillea*. Het is niet mogelijk hier ook maar eenigszins een volledige opsomming te geven van de vele lokmiddelen, die men in of bij bloemen kan aantreffen en waarmede het insectenbezoek in verband staat; daarom volsta, hetgeen hier is meegedeeld.

Alleen is het misschien wel goed er even op te wijzen, dat de meest voorkomende kleur bij de bloemen geel is; daarna volgt wit, terwijl rood veel zeldzamer is en blauw het minst voorkomt. De eerste kleur schijnt den meesten insecten in het oog te vallen, terwijl de roode en vooral de blauwe bloemen speciaal bijen- en hommelbloemen zijn, of bezocht worden door de Lepidoptera en langsnuitige Diptera. Een aantal bloemen bezitten een vuile kleur en verspreiden daarbij een aaslucht (*Aristolochia* fig. 238, *Stapelia*, *Rafflesia* fig. 168); zij lokken door hun kleur en hun geur aasvliegen aan, die er hun eieren op leggen en die zoo tevens voor de bestuiving zorg dragen.

Er bestaan bij een aantal planten inrichtingen, die ten gevolge hebben, dat kruipende insecten van hun bloemen worden afgehouden. Gladde of zeer kleverige of zeer harige stengels werken daartoe mee, maar evenzoo extraflorale nectariën. Op die manier zouden dus alleen de vliegende insecten den honig bereiken, die binnen de bloem zit, en deze zijn het ook alleen, die voor de bestuiving zorg kunnen dragen. Intusschen zijn er een aantal van die vliegers, die zich weten te helpen, wanneer de honig

eenigszins moeilijk te bereiken is, en die dan eenvoudig een gat in de bloemkroonbuis maken om zoo gemakkelijker bij den honig

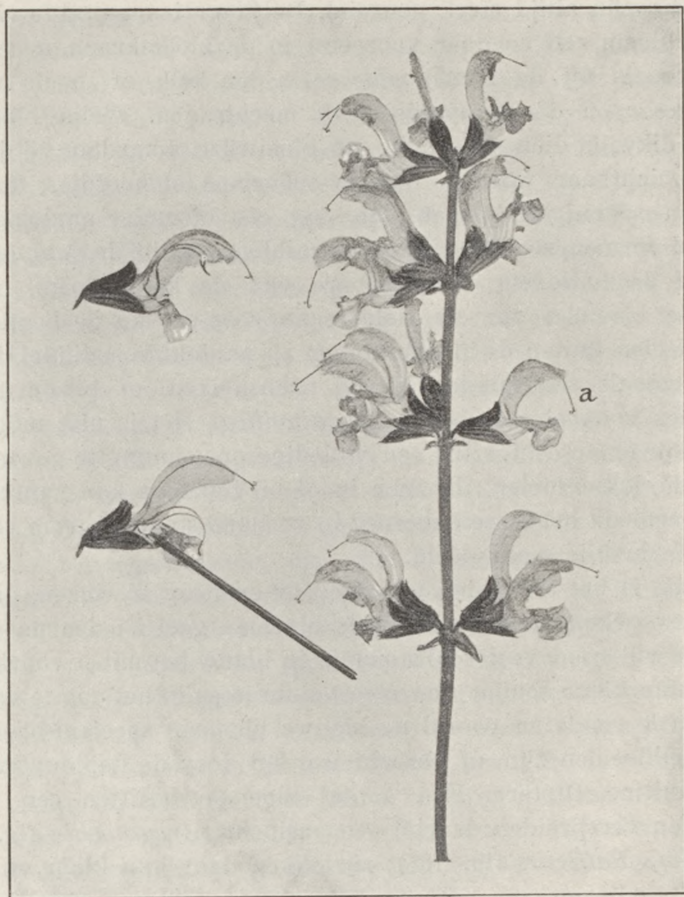


Fig. 237. Spruit van Salvia pratensis; bij *a* een bloem in het vrouwelijke stadium, waarbij de stempels gezakt zijn. Links boven een afzonderlijke bloem in het mannelijke stadium; links onder dezelfde bloem, nadat met de punt van een potlood tegen een van de steriele stuifmeelhokjes gedrukt is, ten gevolge waarvan het fertiele hokje naar voren en beneden gedrukt wordt.

te komen. Dat deze diefstal met inbraak, die men dikwijls vinden kan, voor de plant een groot nadeel kan zijn, behoeft wel nauwelijks gezegd te worden.

Een paar vormen van kruisbestuiving mogen hier nog iets uitvoeriger vermeld worden, zonder dat het de bedoeling is er zeer veel van te vertellen.

Bij de salie, soorten van het geslacht *Salvia*, vindt men, zooals uit fig. 237 te zien is, bloemen, die duidelijk tweelippig zijn. Binnen de bloemkroonbuis zitten twee meeldraden, met een kort filament en een anthere van een eigenaardige gedaante, namelijk bestaande uit een zeer lang helmbindsel, één helmhokje, dat fertiel is, en een ander, dat steriel is. Dit helmbindsel is bewegelijk bevestigd aan den helmdraad en wel zoodanig, dat er een lange hefboomsarm en een korte aan het draaipunt te vinden zijn; aan den langen zit het fertiele helmhokje. Wanneer nu een hommel de bloem bezoekt, ten einde honig uit de diepte van de bloemkroonbuis te halen, zal het dier met den kop tegen het steriele hokje duwen en ten gevolge daarvan zal het fertiele hokje tegen het lichaam van het dier worden aangedrukt en stuifmeel daarop worden gedeponeerd. Wanneer het dier nu daarna een andere bloem bezoekt, waar de helmknoppen leeg zijn, zal de stijl zich zoover hebben verplaatst, dat de stempels juist op die plaats liggen, waar het stuifmeel op het lichaam van de hommel was afgestreken, en de bestuiving vindt plaats.

Een tweede voorbeeld leveren de bloemen van onze inlandsche *Orchis*soorten, die men in het voorjaar op vochtige moerassige weilanden somtijds in groot aantal kan aantreffen. Hier is de meeldraad met stijl en stempel vergroeid tot een zoogenaamde stempelzuil en het stuifmeel ligt in den vorm van twee klompjes in de stuifmeelzakjes; deze klompjes loopen uit in slijmsteeltjes, die met een kleverig eindvlak in een beursje opgesloten zijn. Daaronder ligt de stempelvlakte, die kleverig is en waar het stuifmeel kiemen en tot buizen uitgroeien kan. Wanneer een hommel de bloem bezoekt, zal zij met haar kop de beursjes openen, en de hechtschijfjes zullen vast blijven zitten aan het insect; trekt dit zich daarna terug, dan gaan de stuifmeelklompjes mee, waarna het slijm in de lucht opdroogt en ten gevolge hiervan de klompjes voorover zullen zakken; komt nu de hommel aan een andere *Orchis*bloem, dan staan die klompjes juist op de plaats, waar de stempel gelegen is, en de bevruchting heeft plaats.

Eindelijk als laatste voorbeeld de bloemen van *Aristolochia* (zie fig. 238); hier komt een bloemdek voor, dat lang buisvormig

is en waar binnen een aantal haren zitten, die naar beneden gericht zijn. De bloemen lokken door hun geur aasvliegen aan, die door de buis naar binnen vliegen en die dan gevangen



Fig. 238. Links spruit van Aristolochia Clematitis met bloemen in het vrouwelijke stadium, die recht overeind staan; daaronder bloemen, die hangende zijn en in het mannelijke stadium verkeeren. Daarnaast rechts een bloem van elk van de beide stadia overlangs geopend; men ziet bovenin de haren in de buis van het bloemdek, die onderin zijn afgevallen. Boven de helmknoppen weinig ontwikkeld; onderin zijn deze geopend.

zijn, omdat zij niet tegen de stijve haren van de buis naar buiten kunnen kruipen. Terwijl dit verschijnsel bij onze inlandsche kleinbloemige *A. Clematitis* niet zeer opvallend is,

kan men met de grootbloemige *A. grandiflora* honderden vliegen vangen, zoodat men binnen de bloem een sterk gegons kan waarnemen. Wanneer de vliegen in de bloem komen, is de stempel rijp, maar de meeldraden nog niet. Pas nadat de stempel zijn ontvankelijkheid voor het stuifmeel verloren heeft, openen zich de helmknoppen en de vliegen beladen zich met stuifmeel bij hun pogingen om vrij te komen; tegelijkertijd verwelken de haren binnen de bloemdekbuis en de vliegen kunnen in vrijheid komen. Laten zij zich nu verleiden, om een andere bloem binnen te vliegen, dan herhaalt zich hier hetzelfde spel en op die manier komt dus ook het stuifmeel op den stempel op het tijdstip, waarop deze daarvoor ontvankelijk is.

§ 47. Kruisbevruchting en zelfbevruchting.

Het is een oude ervaring, in de maatschappij der menschen opgedaan en die bevestigd wordt, door hetgeen men waarneemt bij de veeteelt, dat bevruchting van naverwante individuën aanleiding kan zijn tot het ontstaan van nakomelingen met ongewenschte eigenschappen, die men dikwijls heeft aangeduid met het vage, slecht gedefinieerde begrip van *degeneratie*.

Wij zullen bij de behandeling van de bastaardeering zien, dat er aanleiding is tot het op den voorgrond treden van bepaalde eigenschappen bij kruising van naverwante planten of dieren, en dat die eigenschappen somtijds schadelijk voor die plant of dat dier kunnen zijn.

Maar men is veel verder gegaan dan tot deze voorzichtige formuleering en men is gekomen tot een uitspraak, die het best gekenmerkt wordt door de woorden van Darwin: „Nature abhors perpetual selffertilisation", een uitspraak, die men zelfs met den naam van de wet van Knight-Darwin heeft bestempeld.

Men is op het oogenblik geneigd aan die zoogenaamde wet geen al te groote geldigheid toe te kennen, zooals zoo dadelijk wel nader zal blijken. Maar dat neemt niet weg, dat door Darwin verschillende proeven genomen zijn, die de juistheid van zijn voorstellingen schenen te bevestigen. Darwin vergeleek namelijk de nakomelingen van planten, die door *zelfbestuiving* waren verkregen met die, welke door *kruisbestuiving* waren tot stand gebracht. Bij zelfbestuiving kon men hetzij het stuifmeel op den

stempel van dezelfde bloem brengen, *autogamie,* of dat doen op stempels van andere bloemen van hetzelfde individu, *geitonogamie;* in beide gevallen werd hetzelfde resultaat verkregen tegenover de kruisbestuiving of *allogamie,* waar dus het stuifmeel werd overgebracht op den stempel van een bloem van een ander individu derzelfde soort. In dit laatste geval kreeg hij krachtiger planten met meer vruchten en zaden, enz.; zoo vond hij bij *Ipomoea purpurea,* dat de verhouding van de kruisbestoven planten tot de zelfbestoven, wat betreft de grootte, als 100 : 78 was, en, wat betreft het aantal vruchten, als 100 : 57. Bij herhaling van de zelfbestuiving veranderden deze cijfers niet merkbaar, zoodat dus geen verdere teruggang plaats vond, maar één enkele kruisbestuiving was voldoende, om weer de vroegere getallen te doen optreden. Nu moet opgemerkt worden, dat Darwin zijn proeven gewoonlijk deed met tuinbouwvormen, d.w.z. vormen, die sterk gekruist bloed bezaten; daarom mocht hij de verkregen uitkomsten dan ook niet generaliseeren, iets wat hem echter bij den toenmaligen stand der kennis onbekend moest zijn.

Ondertusschen hebben zeer nauwkeurige proeven van den laatsten tijd wel waarschijnlijk gemaakt, dat bastaarden in het algemeen dikwijls iets krachtiger zijn dan planten, die geen bastaardnatuur bezitten; dat geldt in het bizonder voor tabak en mais.

Maar aan den anderen kant is het aantal planten, waarvan het bekend is geworden, dat zij zich steeds door zelfbevruchting voortplanten, voortdurend grooter geworden. In de eerste plaats wijs ik hiervoor op de zoogenaamde planten met *kleistogame* bloemen, dat zijn bloemen, die zich nooit openen en waar dus de bestuiving wel *moet* geschieden in dezelfde bloem. Men treft ze o.a. aan bij sommige viooltjes, bij doovenetel, bij klaverzuring; maar in al die gevallen vindt men ze naast gewone bloemen, waarbij de kleistogame dan klein en weinig opvallend zijn en dikwijls bij of in den grond hun ontwikkeling doormaken. Veel overtuigender zijn echter de gewassen, die uitsluitend kleistogame bloemen voortbrengen, zooals ons die bekend zijn geworden door de onderzoekingen van Burck over de *Anonaceae.*

Maar onder de meer bekende planten zijn er ook een aantal, waar autogamie regel is, waar kruisbestuiving òf nooit, òf hoogst zelden, voorkomt; als voorbeelden wijs ik op de meeste granen

(tarwe, haver, gerst en rijst, maar geen rogge), op de erwten, de teunisbloemen (*Oenothera*), enz.

Zeker is het, dat daarnevens een aantal planten voorkomen, waar zelfbestuiving nooit of bijna nooit voorkomt, b.v. omdat de inrichting van de bloem dit proces onmogelijk maakt. Tusschen dit geval en het voorgaande treft men nu allerlei overgangstoestanden aan, zooals wel reeds vooruit te zien was.

Het meest afdoende middel om de zelfbestuiving te verhinderen is de *tweehuizigheid* of *dioecie,* waarbij mannelijke en vrouwelijke bloemen op verschillende planten worden aangetroffen. Dit is onder de hoogere planten niet zeer algemeen; ik noem de wilgen en populieren, de dadelpalm, de hop, de hennep en *Lychnis diurna*, de roode koekoeksbloem.

Veel meer komt het voor, dat er wèl mannelijke en vrouwelijke bloemen zijn, maar dat deze op dezelfde planten worden aangetroffen; deze *eenhuizigheid* of *monoecie* wordt dan met de dioecie samengebracht tot de *diklinie.* Ter illustratie wijs ik op vele boomen, b.v. eik, beuk, berk, els, enz.

Precies hetzelfde wordt bereikt, wanneer meeldraden en stampers niet op denzelfden tijd rijp zijn, de zoogenaamde *dichogamie,* die zich dan nog in twee verschillende vormen kan voordoen, als *protandrie,* wanneer de mannelijke geslachtsorganen het eerst rijp zijn, iets wat men bij zeer vele planten aantreft, zooals *Compositae, Umbelliferae, Caryophyllaceae,* vele *Labiatae,* (b.v. *Salvia* fig. 237), valeriaan, enz., of als *protogynie,* waar de vrouwelijke deelen het eerst rijp zijn. Van dit laatste bespraken wij de *Aristolochia*-bloem; verder treft men het o.a. aan bij de veldbiezen *(Luzula),* bij het reukgras *(Anthoxanthum odoratum)* en bij de weegbree *(Plantago).*

Een andere inrichting, waardoor de kruisbestuiving in de hand wordt gewerkt, is de *heterostylie,* die vooral in den vorm van de *dimorphie* wordt aangetroffen, b.v. op de boekweit, bij het vlas, bij vele *Rubiaceae* en bij *Primulaceae.* Fig. 239 doet het geval zien, zooals men dit bij de waterviolier aantreft; daar zijn sommige planten langstijlig, andere kortstijlig, en de lengte der meeldraden komt overeen met de lengte van den stijl in den anderen vorm van bloem. De korte meeldraden der langstijlige bloemen zijn dus even lang als de stijl in de kortstijlige en hetzelfde geldt voor de lange meeldraden en de lange stijlen. Het gevolg daar-

van is, dat een insect, dat met zijn zuigsnuit in de bloem gekomen is, het stuifmeel op een bepaalde hoogte mee zal nemen en dat de kans nu groot is, dat dit stuifmeel juist afgestreken wordt op de stijlen van den anderen vorm van bloemen. Op die wijze zal dus in hoofdzaak plaats hebben, wat men *legitieme* bevruchting noemt, terwijl de *illegitieme* uiterst zeldzaam zal zijn.

Proeven hebben aangetoond, dat er bij legitieme bestuiving meer en beter nakomelingen ontstaan dan bij illegitieme. Overi-



Fig. 239. Links een kortstijlige en rechts een langstijlige bloeiwijze van de waterviolier, Hottonia palustris.

gens is er bij dit punt nog het een en ander op te merken, dat echter pas behandeld kan worden, nadat de bastaardeeringswetten besproken zijn; dat wordt dus tot een latere § uitgesteld.

Behalve dimorphe bloemen kent men er ook met drie verschillende vormen, die men dan ook *trimorph* noemt; zoo b.v. bij de klaverzuring *(Oxalis)* en bij de partijke *(Lythrum Salicaria)*. Daar komen dus drie lengten van stijl voor en daarmee overeenstemmende drie verschillende lengten van meeldraden.

Eindelijk is er nog een vorm van bloemen, waar kruisbestuiving in de hand wordt gewerkt door de inrichting, die van dien aard is, dat het stuifmeel onmogelijk vanzelf op de stempels van dezelfde bloem terecht *kan* komen. Wij hebben daarvan eigenlijk al voorbeelden besproken, zoo bij *Orchis;* andere voorbeelden zijn *Iris*, *Viola*, enz.

In vele gevallen is de stempel steriel voor het stuifmeel van de eigen bloem, zooals bij de rogge, de toorts en enkele *Cruciferae*. Het verst gaat dit wel in die gevallen, waar het stuifmeel van de eigen bloem vergiftig werkt op den stempel, zooals bij enkele *Orchideae*, b.v. soorten van het geslacht *Oncidium* het geval is.

§ 48. Verspreiding van vruchten en zaden.

De wijze, waarop vruchten en zaden, resp. sporen verspreid worden, speelt een belangrijke rol bij de voortplanting. Het behoeft toch wel geen betoog, dat zaden, die geen enkel middel van verspreiding bezitten, terecht komen onder de plant, waaraan zij gevormd werden en dat zij dus kans loopen door deze reeds volwassen plant in hun ontwikkeling te worden belemmerd, terwijl zij ook elkaar kunnen verstikken.

Het zal dus noodig zijn, over die verspreiding hier zeer in het kort het een en ander te zeggen en wel vooreerst over die gevallen, waar de wind daarbij een rol speelt.

In het algemeen zal de wind van beteekenis zijn bij zulke zaden, vruchten en sporen, die zoo licht zijn, dat zij lang in de lucht blijven zweven. Als zoodanig kunnen genoemd worden de sporen van tal van schimmels en bacteriën. Zoo werd b.v. bepaald voor de sporen van een stuifzwam, dat de valvertraging 1000 maal bedroeg. Onder de lichte zaden zijn die van de *Orchideae* zeker wel het lichtste; zoo weegt een zaad van een *Dendrobium* slechts 0,00565 mgr.

Dan kan het lang zwevende blijven in de hand gewerkt worden door vergrooting van het oppervlak, dat weerstand biedt aan de lucht, terwijl de massa weinig vergroot is. Dat vindt men in den vorm van een vruchtpluis bij de vruchten van *Anemone, Clematis, Valeriana* en vele *Compositae,* zooals de paardebloem, de distels en de boksbaard; een zaadpluis daarentegen treft men aan bij wilgen en populieren, bij de bastaardwederik en bij de

katoen en de kapok. Men heeft de valvertraging bij de artisjok bepaald op 6 maal in de eerste secunde. Iets soortgelijks zijn de vleugels, die men aan kan treffen, hetzij in den vorm van gemetamorphoseerde kelkbladen zooals bij de familie der *Dipterocarpaceae,* of als aanhangels aan het vruchtbeginsel bij de eschdoorn en de esch, bij de iep en vele *Umbelliferae*, of wel als een blad van de bloeiwijze, zooals bij de linde, of eindelijk als aanhangels aan de zaden, zooals bij de den, de familie der *Bignoniaceae* en het fraaist bij het geslacht *Zanonia* onder de *Cucurbitaceae*.

In de tweede plaats kan het water de verspreiding bevorderen. Er bestaan een aantal vruchten en zaden, die soortelijk zeer licht zijn en die bovendien moeilijk doordringbaar zijn voor water, vooral ten gevolge van de aanwezigheid van een vezelig oppervlak, dat niet gemakkelijk te bevochtigen is. Dat kunnen wel eens heel groote vruchten zijn, zooals de kokosnoot; zulke klappers kunnen zeer lang op het zeewater blijven drijven zonder hun kiemvermogen te verliezen; daaraan is de verspreiding van de kokospalm langs de tropische stranden voor een deel toe te schrijven. Aan tropische stranden levert de drift trouwens een groot aantal van dergelijke vruchten en zaden op, die door het zeewater worden verspreid.

In vele gevallen spelen dieren een rol bij de verspreiding van zaden en vruchten. Vooral wanneer deze voorzien zijn van haken of borstels, blijven zij hangen in de haren van dieren en worden zoodoende overgebracht naar andere plaatsen; het zijn verschijnselen, die iedereen kent bij het kleefkruid, de klitten en tal van andere planten.

Veel belangrijker zijn echter die gevallen, waarbij de vruchten vleezig zijn, zoodat zij door dieren, vooral vogels, gegeten worden, waarna de zaden met de excrementen verwijderd worden en op een andere plek in den grond terecht komen. Zulke zaden zijn dan bestand tegen het maagsap, iets wat het opvallendste is bij de *steenvruchten,* d.w.z. die vruchten, waar het binnenste deel van het vruchtvleesch, het *endocarpium*, uit steencellen bestaat. Ieder kent dit bij kersen, pruimen, perziken enz. In het algemeen zijn zulke vleezige vruchten, die men, wanneer het geen steenvruchten zijn, *bessen* noemt, pas eetbaar op het oogenblik, waarop de zaden rijp zijn. Vóór dien tijd bevatten zij veel zuren,

of veel looistoffen, die de vrucht ongenietbaar maken voor vele dieren.

Somtijds zorgt de plant zelf voor de verspreiding door het wegslingeren van zaden of sporen. Zoo iets gebeurt b.v. met de sporen van *Pilobolus,* of met de ascosporen van vele *Ascomyceten,* waar de ascus barst en nu de inhoud met een zekere kracht wordt weggespoten ten gevolge van den turgor, die binnen den ascus geheerscht heeft.

Dikwijls spelen daarbij ook veranderingen van het watergehalte een rol, waardoor de imbibitie van verschillende kanten van den vruchtwand ongelijk wordt; zoo zien wij het bij de springdraden of elateren van de levermossen, bij de sporen van de paardestaarten, bij de sporangiën der varens, bij de vruchten van den ooievaarsbek en van sommige *Euphorbiaceae,* die hun zaden met kracht wegslingeren, zooals *Hevea.* Dergelijke verschijnselen werden vroeger reeds besproken bij de behandeling van de imbibitie.

Men kan ook te doen hebben met weefselspanning, die plotseling vrijgemaakt wordt bij het oprollen van de vruchtbladen van de balsamine, waarbij de zaden ver worden weggeslingerd; of, zooals bij sommige springkomkommers, kan de vruchtwand gespannen zijn ten gevolge van een druk van het breiachtige vruchtvleesch; laat dan de vruchtsteel, die er als een kurk in zit, los, dan wordt de geheele brei met de zaden weggespoten.

Niet te vergeten is ook de invloed, dien de mensch op de verspreiding van tal van planten heeft. Vooral met behulp van schepen of spoorwegen worden vele planten op geheel nieuwe groeiplaatsen gebracht, in het bizonder onkruiden, die met de kultuurgewassen mee worden genomen. Dergelijke planten kunnen zich dan somtijds zoodanig uitbreiden, dat zij veel algemeener worden dan de oorspronkelijke inheemsche gewassen. Ieder kent daar natuurlijk voorbeelden van; laat ik maar even wijzen op de bij ons uit Noord-Amerika ingevoerde teunisbloem (*Oenothera biennis*), op de eveneens vandaar afkomstige waterpest (*Elodea canadensis*) en het roodekroos (*Azolla*). In Nederlandsch Indië behooren tot de meest algemeene onkruiden het kruidje-roer-mij-niet *Mimosa pudica* en *Lantana Camara,* die beide afkomstig zijn uit de tropen van Amerika.

Zeer kort kan er hier nog op gewezen worden, dat in tal van



gevallen zaden voorzien zijn van inrichtingen, met behulp waarvan zij vaster in den bodem bevestigd worden. Dat kunnen zijn haren, ribben, stekels of kammen, maar er kunnen ook zelfstandige hygroscopische bewegingen worden uitgevoerd zooals wij er vroeger reeds besproken hebben voor reigersbek, *Avena sterilis, Stipa pennata,* enz. Ook kan de vruchtsteel de vrucht in den grond brengen, zooals bij *Arachis hypogaea* en enkele andere planten. Ook slijm kan hierij een rol spelen en ten slotte zouden wij onder deze alinea nog eens kunnen herinneren aan de eigenaardige verschijnselen van viviparie, die men bij de mangroveplanten waarneemt.

Terwijl enkele zaden dadelijk kiemen en daarbij hun kiemvermogen zeer snel verliezen, zooals die van *Hevea brasiliensis,* zijn er andere met een veel hardere zaadhuid, waar pas na veel langer tijd kieming valt waar te nemen, b.v. die van de klaver, van den goudenregen, van de anjelier, van *Coniferen,* in welk laatste geval de kieming zelfs jaren kan worden verschoven. Hier mag er wel even aan worden herinnerd, dat onder omstandigheden de kieming nog veel meer vertraagd kan worden, zooals in dat geval, waar men na het omkappen van een bosch, dat 46 jaren oud was, de vroegere onkruidplanten weer dadelijk voor den dag zag komen.

Zonder dat er hier verder op zal worden ingegaan, kan opgemerkt worden, dat het gebleken is, dat er sommige zaden zijn, die alleen dan kiemen, wanneer zij een tijd aan het licht zijn blootgesteld geweest, terwijl op de kieming van andere gewassen het licht vertragend inwerkt. Ook verschillende scheikundige stoffen kunnen invloed op de kieming uitoefenen en wel niet alleen daardoor, dat zij de zaadhuid beter permeabel maken voor water en de daarin voorkomende opgeloste stoffen.

Bij de kieming breekt meestal eerst het worteltje door de zaadhuid; bij vele *Monocotylen* geschiedt dit door de zaadlob. Bij zeer harde zaden vindt men de plekken, waar die doorboring zal plaats hebben, reeds gepraeformeerd aanwezig, zoo onder de steenvruchten bij kersen en walnoten; maar het opvallendste is dit bij sommige palmen; het klassieke voorbeeld hiervoor zijn de kokosnoten.

Door strekking van den kiemwortel of bij vele *Monocotylen* van het cotyl dringt het kiemplantje in den grond; een verdere

bevestiging vindt dan daarna plaats door de verkorting der wortels, die vroeger reeds genoemd werd, toen over de endodermis gesproken werd. Die verkorting is bij vele wortels aan den buitenkant zichtbaar door de aanwezigheid van een aantal ringen. Het geheele verschijnsel berust op een vergrooting van den turgor der schorscellen, waarbij de rekbaarheid van sommige celwanden verandert.

Daarna breekt het jonge kiemplantje boven den grond door, waarbij de zaadlobben onder den grond kunnen blijven, zooals bij den eik en de paardeboon, of daarboven voor den dag kunnen komen. Dat laatste geschiedt door ombuiging van de hypocotyle as, zoodat de bovenaardsche cotylen uit de zaadhuid bevrijd worden.

Het was niet de bedoeling hier eenigszins uitvoerig over de verschijnselen bij de kieming te spreken, dat zou de grenzen van dit leerboek verre overschrijden. Daarom volsta hier een verwijzing, naar hetgeen vroeger gezegd werd over de rol, die het cotyl als zuigorgaan bij vele *Monocotylen* kan spelen.

§ 49. Modificaties.

Zooals iedereen weet, leert een vergelijking van de nakomelingen met de moederplant, waarvan deze afkomstig zijn, dat nakomelingen in het algemeen in eigenschappen overeenstemmen met de moederplant; het verschijnsel is bij iedereen bekend onder den naam van *erfelijkheid.* Ondertusschen doet een nadere beschouwing zien, dat die overeenkomst niet volledig is, dat er toch altijd kleine verschillen zijn te vinden met de moederplant en dus ook tusschen de nakomelingen onderling; men spreekt hier met een zeer algemeenen term van *variabiliteit* of *veranderlijkheid.*

Ten einde de erfelijkheid en de variabiliteit aan een nadere analyse te onderwerpen, doet men goed, eerst eens uitsluitend het oog gevestigd te houden op de ongeslachtelijke vermenigvuldiging. Het is wel te begrijpen, dat, waar men hier eigenlijk met niets anders te maken heeft, dan met een voortzetting van het oude individu, maar in een vorm, die een zekere zelfstandigheid heeft gekregen, daarbij zal worden waargenomen, dat die nakomelingen natuurlijk aan de moeder gelijk zijn en dat tevens de verschillen, die te vinden zijn tusschen de gelijknamige deelen

van eenzelfde individu ook bij die vegetatieve nakomelingen zullen worden aangetroffen.

Wij zullen dit straks iets nader uitwerken, maar willen nu even eerst de geslachtelijke vermenigvuldiging beschouwen in die gevallen, waar zelfbevruchting heeft plaats gehad. Omdat men daar twee cellen van dezelfde plant met elkaar vereenigt, die potentieel dezelfde eigenschappen moeten bezitten, is het te begrijpen, dat het resultaat niet anders zal kunnen zijn dan bij de ongeslachtijke vermenigvuldiging. Dit geval zal dus gemeenschappelijk met de vegetatieve vermenigvuldiging kunnen worden behandeld.

Anders wordt de zaak, waar het geldt een geslachtelijke voortplanting van dien aard, dat twee verschillende individuën de gameten leveren. Dan blijft de mogelijkheid bestaan, dat die beide gameten volkomen gelijk zijn, maar het criterium om dit te beoordeelen, is, zooals wij nog zullen zien, uiterst moeilijk te vinden. Wanneer daarentegen de gameten niet volkomen gelijk zijn, treden er geheel nieuwe verschijnselen op, die een afzonderlijke bespreking verdienen en die dan ook voorloopig nog niet behandeld zullen worden.

Wij beperken ons dus vooreerst tot de ongeslachtelijke vermenigvuldiging of wat daarmee gelijk gesteld kan worden en onderzoeken daarbij de erfelijkheid en de variabiliteit. Of eigenlijk behoeft over die erfelijkheid niet veel meer gezegd te worden, waar het toch wel begrijpelijk is, dat de stoffelijke samenstelling van moederplant en nakomelingen gelijk zal zijn, zoodat daarmee dus ook het verschijnsel van de gelijkheid van de uitwendig zichtbare eigenschappen verklaard is.

De variabiliteit vereischt een uitvoeriger bespreking. Daarbij moet aangeknoopt worden bij de beschouwingen, die plaats hadden bij behandeling van de groeiverschijnselen; daar werd aangetoond, dat uitwendige omstandigheden invloed kunnen uitoefenen op vorm en bouw der plantendeelen. Het bleek, dat men het volkomen in zijn macht heeft, den vorm en den inwendigen bouw van allerlei plantendeelen tal van wijzigingen te doen ondergaan, door die omstandigheden in bepaalden zin te doen veranderen. Ik herinner hier slechts even aan den invloed van het alpine klimaat, aan de werking van het licht, enz. Ik wijs verder op den invloed van de voeding op het uiterlijk van tal

van tusschenrassen, op de jeugdvormen der planten en op zooveel andere zaken, die onder het hoofd experimenteele morphologie behandeld zijn geworden.

Daar werd er echter ook reeds op gewezen, dat men in de groote meerderheid der gevallen niet in staat is de uitwendige factoren, die op den bouw van plantendeelen hebben ingewerkt, voldoende te analyseeren. Men krijgt dan alleen het resultaat te zien en dit kan als volgt geformuleerd worden: de gelijksoortige deelen van een plant zijn niet volkomen aan elkaar gelijk, maar men kan ze in groepen rangschikken al naar hun overeenkomst ten opzichte van een bepaalde eigenschap, waarbij de rangschikking van die groepen dan een bepaalde kromme oplevert.

Wij hebben toen ook reeds gezien, dat alleen dan een zuivere zoogenaamde binomiale of waarschijnlijkheidskromme voor den dag treedt, wanneer de talrijk uitwendige omstandigheden, die op de plant inwerken en die een gunstigen of een ongunstigen invloed hebben, elkaar volkomen in evenwicht houden, maar dat, wanneer dit niet het geval is, er een scheeve kromme optreedt met een langen staart naar de eene of de andere zijde, die echter bij niet zeer nauwkeurige beschouwing er uit zal zien als een gewone binomiale kromme; een werkelijk scheeve kromme treedt pas op, wanneer de factoren, die invloed op den bouw uitoefenen, niet geheel onafhankelijk van elkaar zijn.

Het spreekt wel vanzelf, dat wij diezelfde verschijnselen zullen zien optreden bij generatieve voortplanting, waarbij men de zoo ontstane verschillen bestempelt met den naam *modificaties.* Wij kunnen dus b.v. de lengte van de bladen van een plant bepalen en ditzelfde doen bij andere planten en vervolgens die bladen rangschikken naar de opstijgende lengten, waarbij een kromme van bepaalden vorm zal resulteeren. Het spreekt echter wel haast vanzelf, dat men voor die proef niet de bladen van verschillende boomen, zooals eik, beuk, iep, linde, door elkaar zal gaan gooien, daar dit een werk geheel zonder zin zou zijn. Men zal zich moeten beperken, tot wat men noemt een *zuivere lijn*, hetzij die nu ontstaan is door zelfbestuiving van één enkel individu (dat ook zelf zuiver moet zijn, zooals wij later nog zullen zien), of door zuivere vegetatieve voortplanting. In het laatste geval noemt men de afstammelingen van eenzelfde individu wel een *kloon.*

Wanneer wij nu een paar voorbeelden uitkiezen uit het groote aantal waarnemingen, die op dit gebied verricht zijn, dan zullen deze niet altijd geheel voldoen aan de hier gestelde voorwaarden, omdat men daar vroeger niet zoo nauwkeurig op gelet heeft. Maar om te beginnen kies ik toch een werkelijke zuivere lijn, die verkregen werd bij boonen, die zelfbestoven waren. Van 188 boonen werd het gewicht bepaald en de boonen gerangschikt in groepen, telkens opklimmende met een gemiddeld gewicht van 50 mgr. Voor de boonen van 200—250 mgr., die in één groep geplaatst werden, werd dus aangenomen een gemiddeld gewicht van 225 mgr. enz.; het volgende tabelletje geeft de samenstelling van deze zuivere lijn:

gewicht . . .	225	275	325	375	425	475	525	575	625 mgr.
aantal boonen	1	2	6	31	55	55	28	6	4

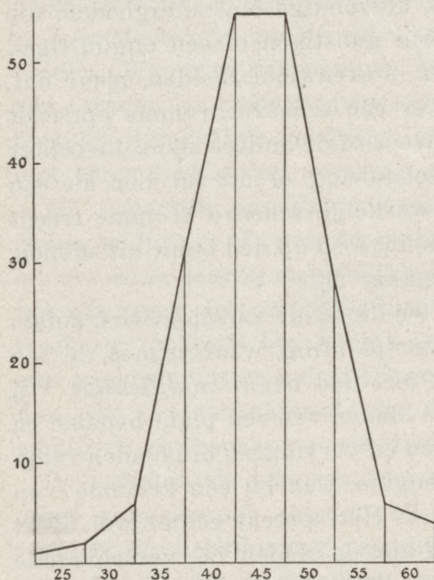


Fig. 240. Frekwentiekromme voor een zuivere lijn van bruine boonen. Op de X-as is afgezet het gewicht in cgr., de ordinaten geven de aantallen boonen aan. Naar Johannsen.

Fig. 240 geeft deze cijfers in een kromme weer; op de abscissenas is het gewicht der boonen afgezet, terwijl de aantallen boonen, die een dergelijk gewicht hadden, als ordinaten zijn aangegeven. De kromme, die men ziet optreden, nadert inderdaad tot de binomiale, ook al is er geen absolute overeenstemming; dat laatste zal men trouwens wel nooit kunnen verwachten, zelfs al had men kunnen beschikken over een veel grooter materiaal aan cijfers.

Een zeer scheeve kromme is door Hugo de Vries gevonden voor het aantal bloembladen van de gewone dotterbloem. Bij telling bleken er namelijk geen bloemen gevonden te worden met 4 bloembladen, daarentegen 223 met 5, 45 met 6, 6 met 7, 4 met 8, 3 met 9 en 0 met 10 bloembladen. De cijfers zijn weergegeven in fig. 241, die op dezelfde wijze ver-

kregen is als fig. 240 en in welke de scheefheid zeer duidelijk aan den dag treedt. Het ziet er uit, alsof er een belemmering bestaat tegen de vorming van bloemen met 4 of minder bloembladen, terwijl daarentegen de vorm van de kromme den indruk wekt, dat, wanneer men maar veel meer bloemen onderzocht, de kans zeer groot zou wezen, dat er ook wel eens een enkele bloem met 10 of met 11 bloembladen voor den dag zou komen.

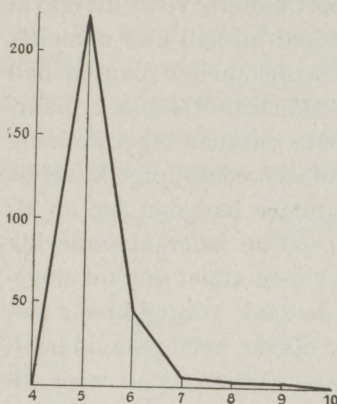


Fig. 241. Scheeve frekwentiekromme voor het aantal bloembladen — op de X-as afgezet — van de dotterbloem. De ordinaten geven aan, hoeveel bloemen met dat bepaalde aantal bloembladen werden aangetroffen. Naar Hugo de Vries.

Een ander voorbeeld, eveneens van Hugo de Vries afkomstig, geeft een kromme, die een geheel afwijkenden vorm bezit, waar namelijk twee toppen voorkomen. Het betreft de gele ganzebloem, *Chrysanthemum segetum,* die in het Zuiden en Oosten van ons land in korenvelden, enz. zoo algemeen kan voorkomen. Daar werden de straalbloempjes geteld, die men rondom elk bloemhoofdje aantreft. Daarbij werden de volgende cijfers verkregen; opgemerkt moet nog worden, dat bij

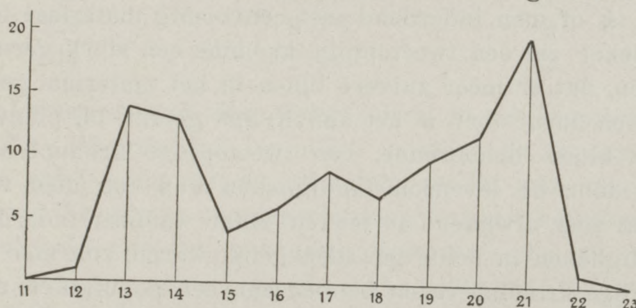


Fig. 242. Tweetoppige kromme voor het aantal straalbloempjes van het eindelingsche bloemhoofdje van de stengels van Chrysanthemum segetum. Naar Hugo de Vries.

elke plant telkens uitsluitend het eindbloemhoofdje werd onderzocht:

aantal straalbloempjes	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
aantal individuën . .	0	1	14	13	4	6	9	7	10	12	20	1	0

Vooral uit fig. 242, waar deze cijfers grafisch zijn voorgesteld,

zal zeer duidelijk de tweetoppigheid van die kromme voor den dag treden. Er blijkt één top te liggen bij 13, een andere bij 21 straalbloempjes. Nu is het DE VRIES ook gelukt, voor dit geval de oorzaak van het verschijnsel te vinden; hij had hier namelijk geen zuivere lijn in de hand, daar hij willekeurige planten had onderzocht, zooals hij ze in de natuur aantrof. Het bleek inderdaad een mengsel te zijn van twee typen, wat men tegenwoordig een *populatie* noemt. De eene vorm had een ééntoppige kromme met een top op 13 straalbloemjes, de andere had den top op 21; hij heeft ze uit elkaar kunnen halen en ze ieder afzonderlijk zuiver verder kunnen kweeken. Wanneer men afziet van de mogelijkheid van eventueele kruisingen, is de zaak vergelijkbaar met een veld, waar men tarwe en rogge door elkaar heen gezaaid heeft en waar men nu trachten moet die twee korensoorten weer uit elkaar te halen. Het eenige verschil is eigenlijk maar, dat het onderscheid tusschen tarwe en rogge veel gemakkelijker waarneembaar is en dat er bij *Chrysanthemum segetum* een aantal vormen zijn, waarvan niet te zeggen valt, of zij tot het 13-stralige ras, dan wel tot het 21-stralige behooren. Het zijn min of meer 2 krommen, die over elkaar heen liggen, waardoor dit verschijnsel tot stand komt, dat door HUGO DE VRIES *transgredieerende variabiliteit* genoemd is.

Men meene nu echter niet, dat uit den vorm van de kromme te zien is, of men inderdaad met eenvormig materiaal te doen heeft; zeker zal een tweetoppige kromme een sterk vermoeden opwekken, dat er meer zuivere lijnen in het materiaal gemengd voorkomen, maar toch is het aan KLEBS gelukt, bij planten, tot dezelfde kloon behoorende, een tweetoppige kromme te verkrijgen, door de levensomstandigheden van een deel van het materiaal zeer afwijkend te maken. Maar wanneer inderdaad de omstandigheden in beide gevallen gelijk waren, zou men bij een tweetoppige kromme reden hebben aan een populatie te denken.

Intusschen mag men volstrekt niet de tegenovergestelde conclusie trekken en nu redeneeren, dat, wanneer men een kromme vindt, die nadert tot een binomiale, dit een reden is om aan te nemen, dat men een enkele zuivere lijn in handen heeft. Dat kan gemakkelijk geïllustreerd worden met een voorbeeld, door JOHANNSEN gegeven, dat betrekking heeft op het gewicht van gewone bruine boonen. Hiervan beschikte hij over 19 verschil-

lende zuivere lijnen en deze mengde hij opzettelijk dooreen, waarna hij die populatie rangschikte in groepen van eenzelfde gewicht, weer telkens opklimmende met 50 mgr. Hij verkreeg toen de tabel, die hier volgt, waar in de eerste kolom het gemiddelde gewicht van de groep is aangegeven, in de tweede kolom het gevonden aantal boonen van dat gewicht en in de derde het berekende aantal, wanneer deze cijfers nauwkeurig gerangschikt waren volgens de waarschijnlijkheidskromme:

Gewicht	gevonden aantal	berekend aantal
125	5	2
175	8	8
225	30	36
275	107	121
325	263	318
375	608	636
425	1068	973
475	1278	1136
525	977	1014
575	622	691
625	306	362
675	135	144
725	52	43
775	24	10
825	9	2
875	2	0

Vooral wanneer men deze cijfers uitzet in een kromme, zooals dit in fig. 243 geschied is, blijkt, hoezeer de waargenomen kromme nabij komt aan de binomiale, zoodat men neiging zou krijgen uit die groote overeenstemming te gaan besluiten tot de eenvormigheid van het gebruikte materiaal; dit zou, blijkens hetgeen zooeven gezegd werd, toch volkomen ten onrechte geschied zijn.

Hoe komt men er nu achter, of men met een zuivere lijn te maken heeft? Aan het uiterlijk van de planten kan men het niet zien; het eenige middel is dus, dat men zekerheid heeft omtrent de afstamming. Ik zeide zooeven, dat men dit aan het uiterlijk van de planten niet zien kan; immers twee planten kunnen uiterlijk volkomen op elkaar gelijken, of, zooals men het ook

uitdrukt, zij kunnen tot hetzelfde *phaenotype* behooren en toch niet hetzelfde *genotype* representeeren. Denken wij maar eens aan de gele ganzebloem; van deze kan een plant met 17 straalbloempjes behooren tot het 13-stralige ras, maar ook tot het 21-stralige; het phaenotype is volkomen hetzelfde in de beide gevallen, het genotype is verschillend, want de nakomelingen doen zich verschillend voor, geven in het eene geval een kromme met een top op 13, in het andere met een top op 21. Omgekeerd kunnen planten, die tot hetzelfde genotype behooren, een verschillend phaenotype ten toon spreiden; ik behoef hiervoor slechts te herinneren aan de proeven van Bonnier met alpenplanten.

Zoodra wij met planten te maken hebben, die ongeslachtelijk

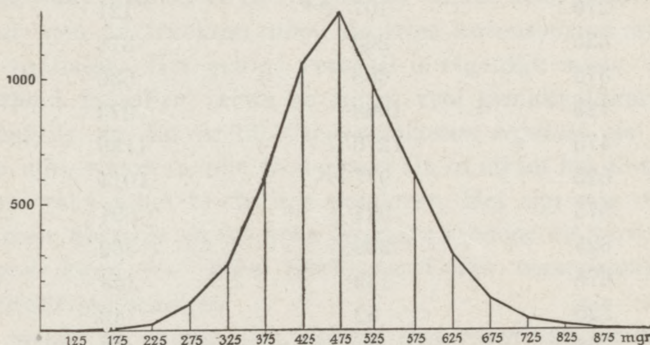


Fig. 243. Frekwentiekromme voor het gewicht van 19 zuivere lijnen van bruine boonen, door elkaar gemengd. Naar Johannsen.

van hetzelfde individu afkomstig zijn, weet men zeker, dat zij hetzelfde genotype bezitten, dus dat men een zuivere lijn voor zich heeft. Bij geslachtelijke voortplanting kan men diezelfde zekerheid verkrijgen, wanneer men gezorgd heeft voor zelfbestuiving en wanneer men dan tevens zeker is, dat de plant, waarvan men uitging, volkomen zuiver was en geen bastaardnatuur bezat. Op dit laatste punt komen wij in een volgende § terug, nu willen wij voorloopig doen, alsof wij die zekerheid wel kunnen krijgen.

Heeft men dus een populatie, dan zal men de zuivere lijnen er uit kunnen halen, door de nakomelingen van elke plant afzonderlijk te houden en na te gaan, hoe die zich gedragen; men voert uit, wat men noemt de *pedigree-teelt,* zooals die in de

laatste kwart eeuw met zooveel succes is toegepast aan het Zweedsche Zaadveredelingsstation te Svalöv. Daar heeft men op deze wijze kunnen aantoonen, dat, wat men als landrassen verbouwde, inderdaad een zeer onzuiver mengsel van zeer veel vormen was, een populatie, waar men nu de zuivere lijnen uit heeft kunnen isoleeren, het eerste bij gerst, later bij haver, tarwe, erwten, wikken, enz. Bij zuivere kruisbestuivers, zooals de rogge, is het echter niet gelukt, zooals nog nader besproken zal worden.

Deze wijze van stamboomteelt is niet het eerst te Svalöv toegepast; ook anderen maakten er reeds gebruik van, zooals VILMORIN, maar op zulk een groote schaal en zoo consequent had men het vóór NILSSON nog nooit gedaan. Integendeel, men meende, dat men steeds zijn doel bereiken zou door toepassing van de *selectie*.

Wij zullen later nog zien, dat men selectie kan toepassen, zoodra het er om te doen is, na kruisbestuiving uit een mengsel van vormen een bepaalden vorm te isoleeren; maar men leefde tot het jaar 1890 in het denkbeeld, dat selectie *het* middel zou zijn, om nieuwe vormen te isoleeren en daarop heeft ook DARWIN zijn selectietheorie gebaseerd. Nu men, dank zij den onderzoekingen van HUGO DE VRIES, JOHANNSEN en de mannen van Svalöv, deze verschijnselen veel beter heeft leeren kennen, is men gaan inzien, dat selectie in vele gevallen niet tot het doel voert, tenzij zij wordt uitgeoefend in den vorm van de individueele selectie, d.w.z. tenzij men uitgaat van de afzonderlijke individuën en men de nakomelingen van ieder van deze volkomen gescheiden houdt, zoodat men dus stamboomteelt of pedigreeteelt toepast.

Dit alles zal wellicht beter begrepen worden, wanneer wij het met een voorbeeld illustreeren; daarvoor kiezen wij weer de bruine boonen van JOHANNSEN, die meermalen genoemd werden. In het onderstaande tabelletje is de samenstelling van 8 verschillende zuivere lijnen van boonen aangegeven, wanneer men deze zoodanig klassificeert, dat men ze rangschikt in groepen van telkens met 50 mgr. opklimmend gewicht. In de laatste kolom vindt men het totale aantal van elke lijn aangegeven, terwijl een optelling in de onderste rij leert, wat de samenstelling van de populatie zou zijn, wanneer men al deze boonen in een zak flink door elkaar schudde.

Gewicht	225	275	325	375	425	475	525	575	625	675	725	775	825	875	totaal
lijn I	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2	145
„ II	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	—	475
„ III	—	—	—	5	14	50	76	58	44	29	5	1	—	—	282
„ IV	—	5	2	9	21	38	68	77	62	22	3	—	—	—	307
„ V	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—	255
„ VI	—	2	8	21	46	74	46	28	14	1	1	—	—	—	241
„ VII	3	9	28	51	111	174	101	44	6	—	1	5	—	—	533
„ VIII	1	6	20	60	106	114	75	33	3	—	—	—	—	—	418
Totaal. .	4	27	65	179	364	587	533	418	260	132	52	24	9	2	2656

Stel nu eens, dat men op de oudere manier selectie van de zware boonen had uitgeoefend in het mengsel, dat in den ondersten regel is aangegeven, dan zou men b.v. hebben uitgekozen alle zaden, die een gewicht bezaten grooter dan 700 mgr. Men zou op die wijze alleen de lijnen V en VIII kwijt raken, maar de andere lijnen in het mengsel behouden, zij het ook in een andere verhouding. Bij een volgende selectie zou natuurlijk de kans bestaan, dat men een van de andere lijnen kwijt raakte en ten slotte zou het zelfs niet ondenkbaar zijn, dat men, lang genoeg doorgaande, een zuivere lijn zou verkrijgen; maar de kans daarop zou zeker niet groot zijn; wel zou het bijna zeker zijn, dat men nooit dat resultaat bereikte, wat één enkele individueele selectie zou opleveren. Uit het bovenstaande zal ook wel duidelijk zijn geworden, dat een vorm, die op deze wijze verkregen is en die geen zuivere lijn is, ten slotte weer terug zal vallen tot de populatie, zoodra men met de selectie ophoudt. Dit verschijnsel werd telkens weer opgemerkt in die gevallen, waarin op de oudere manier geselecteerd werd; men sprak dan van *regressie.*

Uit al hetgeen in deze § is besproken, kan men wel de conclusie trekken, dat zulke variaties, die men met den naam modificaties bestempelt, uitsluitend een gevolg zijn van de uitwendige omstandigheden, die op de plant inwerken, en dat zij niet erfelijk zijn, zoodat men ze dan ook eigenlijk niet behandelen moet onder het hoofdstuk erfelijkheid, maar onder groei of onder experimenteele morphologie. Natuurlijk is het denkbaar, dat bij planten, die zeer krachtig gevoed werden, de zaden eveneens zeer krachtig worden, zoodat ook de kiemplanten zóó krachtig

zijn, dat zij een bepaalde afwijking, die alleen bij sterke voeding optreedt, dadelijk vertoonen; dan wordt erfelijkheid van zulke verschijnselen gesimuleerd, terwijl men toch alleen te doen heeft met een nawerking van de omstandigheden, die op de moederplant invloed hebben uitgeoefend.

§ 50. Algemeene beschouwingen over bastaardeering.

In de vorige § is over erfelijkheidsverschijnselen gesproken, echter uitsluitend voor zulke planten, die ongeslachtelijk werden voortgeplant, of waar bij de geslachtelijke vermenigvuldiging uitgegaan werd van een geheel zuiveren vorm, die door zelfbestuiving een kiem leverde. Er werd reeds gezegd, dat deze verschijnselen eigenlijk vallen binnen het kader van den gewonen groei; men zou kunnen zeggen, het is een groei over het individu heen. De variabiliteit, die daar te constateeren was, viel geheel onder het begrip der modificaties.

Geheel anders wordt de zaak, wanneer men de geslachtelijke voortplanting onderzoekt en wanneer men daarbij uitgaat van een vader- en een moederplant, die niet volkomen aan elkaar gelijk zijn; dan pas vertoont zich het verschijnsel van de erfelijkheid in zulk een vorm, dat er tal van nieuwe problemen aan vastzitten.

In deze en de volgende §§ zullen wij die verschijnselen aan een nadere studie onderwerpen; de vraag, waar het dus om gaat, is, hoe de vermenging van de vaderlijke en moederlijke eigenschappen in het jonge individu plaats heeft en of daarbij ook nieuwe eigenschappen voor den dag komen.

Het behoeft wel geen betoog, dat deze vraag het gemakkelijkste te beantwoorden zal zijn in die gevallen, waarin de beide ouderlijke vormen duidelijk aanwijsbare punten van verschil vertoonen, m.a.w., dat men zich hierbij wenden moet, tot hetgeen aangeduid wordt met den naam van *bastaard* of *hybride,* dat wil zeggen tot die vormen, die ontstaan bij kruising van twee ouders, die tot verschillende soorten of rassen behooren.

Daarbij moet in de eerste plaats opgemerkt worden, dat natuurlijk reeds zeer lang bastaardeeringsproeven zijn genomen, maar dat daarbij allengs aan het licht is gekomen, dat men niet elke willekeurige plant met een andere kan kruisen, dat dit alleen mogelijk is tusschen planten, die voor nauw verwant gelden.

Meer in het bizonder kan men zeggen, dat bastaardeering alleen mogelijk is tusschen de rassen van éénzelfde soort en somtijds tusschen de soorten van éénzelfde geslacht. Men is zoo ver gegaan, dat men omgekeerd uit de mogelijkheid van kruising van twee vormen geconcludeerd heeft tot hun nadere verwantschap.

Toch is het in zeldzame gevallen gelukt, hybriden te verkrijgen tusschen soorten, die tot verschillende geslachten gerekend worden. Dat is b.v. mogelijk geweest bij sommige grassen (b.v. *Triticum* en *Aegilops*) en vooral bij een aantal *Orchideae*. Het is bekend, dat de kweekers van die tropische sierplanten zich met voorliefde toeleggen op het verkrijgen van nieuwe vormen door bastaardeering en daaronder zijn nu ook verschillende geslachtsbastaarden, die men dan namen geeft, welke een samenstelling zijn van de twee geslachtsnamen, b.v. *Laelio-Cattleya* (van *Laelia* en *Cattleya*), enz. Daarbij moet opgemerkt worden, dat de grenzen der geslachten steeds min of meer willekeurig gekozen worden en dat dus uit de mogelijkheid van het maken van geslachtsbastaarden bij *Orchideae* ook de gevolgtrekking zou kunnen worden gemaakt, dat men de grenzen der geslachten bij deze plantenfamilie buitengewoon eng genomen heeft.

In elk geval blijkt, dat, wanneer het ook al een enkele keer gelukt, om hybriden te verkrijgen van vormen, die niet zeer na verwant zijn, de zoo ontstane bastaarden toch altijd te herkennen zijn aan een bepaalde eigenschap, namelijk aan hun steriliteit; geslachtsbastaarden zijn altijd steriel, soortsbastaarden meestal. Deze steriliteit kan het gevolg zijn van een aborteeren van de meeldraden of alleen van de helmknoppen, of eindelijk alleen van het stuifmeel, of ook de vrouwelijke deelen zijn in meerdere of mindere mate achteruit gegaan. Zoo vindt men b.v. bij de pisangs, die vermoedelijk alle bastaardnatuur bezitten, geen zaadknoppen en steriel stuifmeel; bij het suikerriet, dat eveneens steeds bastaardnatuur vertoont, zijn somtijds beide deelen van de bloem vruchtbaar; in andere gevallen, zooals bij het Cheribonriet, is het stuifmeel loos, terwijl daarentegen de zaadknoppen normaal zijn, zoodat een bevruchting met vreemd stuifmeel zeer goed mogelijk is en dan ook al herhaaldelijk is uitgevoerd.

Die verschillende mate van steriliteit van bastaarden is nu omgekeerd voor sommige onderzoekers aanleiding geweest, om met behulp daarvan den graad van verwantschap der gekruiste

vormen te bepalen. Het behoeft echter wel geen betoog, dat men hier met zijn conclusies zeer voorzichtig moet zijn, omdat volstrekt niet vaststaat, dat steriliteit steeds een gevolg is van bastaardeering. Er zijn sommige natuuronderzoekers, die zich inderdaad op dit laatste standpunt plaatsen, maar naar het mij voorkomt, ontbreken tot nu toe overtuigende bewijzen voor deze meening.

Het is te begrijpen, dat men voor de studie hunner eigenschappen liefst gebruik maakt van zulke bastaarden, die fertiele nakomelingen opleveren, en dat dus de hier genoemde geslachts- en soortsbastaarden in de leer van de hybridiseering geen groote rol spelen; wij zullen er dan ook in de volgende §§ niet verder over handelen.

Een enkele opmerking moet nog vooraf gemaakt worden, dat namelijk dikwijls bastaarden krachtiger zijn dan de zuivere vormen, waaraan zij hun ontstaan te danken hebben. Het verschijnsel werd vroeger reeds even vermeld en er wordt hier ook maar zeer kort op gewezen, daar het tot nu toe nog niet zeer uitvoerig onderzocht is.

Hoewel, zooals gezegd werd, reeds zeer lang geleden onderzoekingen over bastaarden hebben plaats gehad, moet men toch zeggen, dat het moderne onderzoek pas een aanvang genomen heeft met de publicaties van Johann Gregor Mendel in 1865. En zelfs toen werd op deze allerbelangrijkste onderzoekingen niet voldoende gelet; zij waren hun tijd vooruit en geraakten in het vergeetboek, totdat zij in het eerste jaar van deze eeuw herontdekt werden en wel, merkwaardig genoeg, te gelijker tijd door drie botanici, namelijk Hugo de Vries, Correns en Tschermak. Van dat oogenblik af dateert de geboorte van een geheel nieuwe wetenschap, die men met den naam *erfelijkheidsleer* of *genetica* bestempelt. Eigen leerboeken en eigen tijdschriften in groot aantal kenmerken de vlucht, die deze wetenschap reeds genomen heeft. Hare beoefenaren zijn niet uitsluitend botanicus of zoöloog, want zij moeten zich met de erfelijkheidsverschijnselen bij den mensch, de dieren en de planten bezig houden en zoo kan men de vraag stellen, of het zaak is, over deze verschijnselen in een leerboek der algemeene plantkunde te handelen.

Nu is het echter niet mogelijk over voortplanting bij

planten te spreken zonder de bastaardeeringsverschijnselen te behandelen en zoo schijnt het noodzakelijk er hier ten minste iets over te zeggen, zij het dan ook, dat dit zoo kort mogelijk zal geschieden, om een uitvoeriger bespreking over te laten aan de meer speciale hand- en leerboeken over genetica.

Het zal dan noodig zijn, hier iets te zeggen over de wijze, waarop de kruising uitgevoerd wordt. Men moet daarbij zorg dragen, dat in de eerste plaats de meeldraden van de bloem, die men bestuiven wil, weggesneden worden, voordat zij zich geopend hebben en in de gelegenheid geweest zijn, hun stuifmeel op den stempel over te brengen; men moet dus de bloem *castreeren*.

Daarna moet met een penseel, dat zorgvuldig gereinigd is, het stuifmeel van de bloem, die men daarvoor heeft uitgekozen op den stempel van de te bestuiven bloem worden overgebracht; vervolgens moet er voor gezorgd worden, dat geen vreemd insectenbezoek kan plaats hebben, wat bereikt kan worden, door de bloem in een zakje van pergamine te binden of door er een gazen zakje omheen te plaatsen. Het behoeft wel geen betoog, dat al deze handelingen uiterst zorgvuldig moeten geschieden; toch ziet men meer dan eens, dat dit alles zeer slordig plaats heeft, zoodat dan ook de verkregen resultaten aanleiding kunnen zijn tot groote verwarring. Het ergste van zulke slordige proeven is, dat het later buitengewoon veel moeite kost, om aan te toonen, dat de beschreven proeven fout waren, omdat niemand meer met zekerheid kan zeggen, van welke vormen de waarnemer is uitgegaan.

In de bastaardeeringsleer worden enkele termen gebruikt, die wij hier even zullen verklaren, omdat zij in het vervolg telkens gebruikt zullen worden. De geslachtscellen worden algemeen, zooals wij dit steeds deden, bestempeld met den naam gameten en het copulatieproduct heet zygote; niet alleen die enkele bevruchte cel wordt echter met dezen naam aangeduid; men noemt ook het geheele individu, dat gevormd wordt door de vereeniging van twee gameten, een zygote.

Wanneer twee gameten, die in alle eigenschappen gelijk zijn, zich vereenigen, ontstaat een *homozygote;* zijn de beide gameten in één of meer opzichten ongelijk, dan vormt zich een *heterozygote*. Een homozygote is dus een zuivere vorm, een heterozygote een bastaard.

De beide ouders, die men met elkaar kruist, duidt men aan

met den letter P (parens), terwijl de volgende generaties aangegeven worden met den letter F (filius). De vorm, die ontstaat bij de kruising, heet de *eerste bastaardgeneratie* en wordt aangeduid als F_1; bevrucht men de individuën van deze generatie met elkaar, dan ontstaan zaden, die bij ontkieming de *tweede bastaardgeneratie* of F_2 opleveren; deze vormen weer de derde generatie of F_3, enz.

MENDEL is bij zijn onderzoekingen uitgegaan van planten, waarvan hij aannam, dat zij slechts in één enkel opzicht van elkaar verschilden; is dit het geval, dan ontstaat als kruisingsproduct een *monohybride.* Evenzoo onderscheidt men *di-* tot *polyhybriden;* natuurlijk wordt bij de kruising daarbij steeds uitgegaan van homozygoten.

Het is nu gebleken, dat de wetten van MENDEL het eenvoudigst zijn voor de monohybriden en daarom zullen wij deze in de volgende § bespreken, om daarna pas de overige meer gecompliceerde vormen te behandelen.

§ 51. MONOHYBRIDEN.

Om een juist begrip te krijgen van de wetten van MENDEL, zal het goed zijn een eenvoudig voorbeeld van hybridisatie te bespreken aan de hand van fig. 244, die betrekking heeft op de kruising van een rooden met een witten leeuwenbek.

Wanneer men deze kruising uitvoert en het gewonnen zaad uitzaait, blijkt het, dat de eerste generatie volkomen éénvormig is; alle planten zijn aan elkaar gelijk, behoudens de gewone modificaties, die men ook bij zuivere rassen kan aantreffen. Deze eigenaardigheid van de eerste bastaardgeneratie wordt gewoonlijk de *eerste wet van* MENDEL genoemd; het spreekt vanzelf, dat men dit verschijnsel dus alleen waarneemt, wanneer de beide ouders, waarvan men uitgegaan is, homozygoten zijn, dus zelf geen bastaardnatuur bezitten. In dat geval echter is deze wet algemeen geldig.

Vergelijkt men nu den bastaard met de beide ouders, dan ziet men, dat deze in dit geval juist het midden houdt tusschen de ouderlijke vormen; de bastaard is *intermediair,* in het bezit van rose bloemen. Het is daarbij geheel en al onverschillig, of men den rooden leeuwenbek gekruist had met den witten, dan wel of het

omgekeerde het geval ware geweest; er is phaenotypisch geen verschil waar te nemen tusschen die vormen; laat ik er dadelijk aan toevoegen, dat er ook genotypisch geen verschil is, zooals duidelijk wordt bij de studie van de nakomelingen.

Wanneer men nu de rose leeuwenbekken met elkaar bestuift en het zoo verkregen zaad weer uitzaait, dan zal de tweede

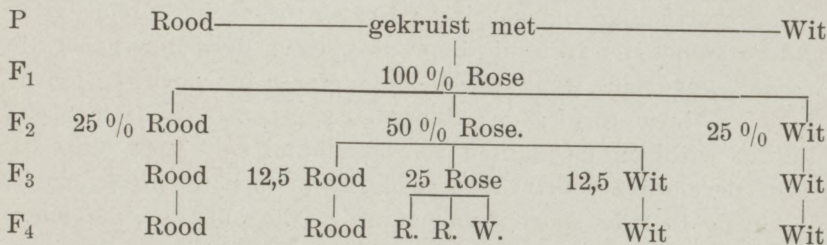


Fig. 244. Kruising van een rooden met een witten leeuwenbek. Boven bij P de beide ouderlijke vormen, bij F_1 de eerste generatie met rose bloemen, bij F_2 de tweede generatie met drie vormen van bloemen: witte, rose en roode. Naar BAUR.

generatie er niet meer uniform uitzien. Er blijken in de F_2 drie verschillende vormen van planten voor te komen, namelijk zulke met roode, met witte en met rose bloemen. Dus phaenotypisch zijn er planten, die gelijk zijn aan de beide ouders en aan de eerste generatie. Onderzoekt men eenigszins groote aantallen

van de F_2, dan blijkt, dat 25 % roode bloemen worden aangetroffen, 25 % witte en 50 % rose. Rood staat dus tot rose en tot wit als 1 : 2 : 1.

Wanneer men nu de roode planten van de F_2 met elkaar bestuift, blijkt, dat men in de F_3 uitsluitend planten met roode bloemen krijgt en dit gaat in volgende generaties zoo door, of m.a.w. de roode planten in de tweede generatie zijn ook genotypisch volkomen gelijk aan den ouderlijken vorm met roode bloemen. Precies hetzelfde geldt voor de witbloemige planten van de F_2; die leveren bij onderlinge bestuiving eveneens een uitsluitend witbloemige nakomelingschap. De rose bloemen van de tweede generatie gedragen zich gelijk aan de planten van de F_1, zoodat zij dus in de volgende generatie weer splitsen in de verhouding 1 rood: 2 rose: 1 wit. Zij zijn dus genotypisch geheel gelijk aan de bastaarden, in de eerste generatie ontstaan. Resumeerende kan men dit alles samenvatten in het volgende schema:



Ter verklaring van de hier beschreven verschijnselen zal men kunnen opmerken, dat de eigenschap om roode bloemen voort te brengen moet berusten op eigenaardigheden van het protoplasma van de bevruchte eicel van de roodbloemige plant, die niet gevonden worden bij de witbloemige planten; en omgekeerd kan geredeneerd worden, wanneer men uitgaat van de witbloemige planten. Men kan zich die eigenaardigheden gebonden denken aan stoffelijke dragers en inderdaad zijn er een aantal hypothesen daaromtrent opgesteld, waarbij aan die hypothetische dragers van de erfelijke eigenschappen verschillende namen gegeven zijn, zooals *pangenen, genen, iden,* enz.; maar wij zullen trachten, ons hier zoo weinig mogelijk op hypothetisch gebied te begeven en daarom spreken van *factoren,* waarbij geheel in het midden gelaten wordt, wat die factoren zijn.

Wij zullen dus aannemen, dat er in de zygote een factor is, die door zijn aanwezigheid ten gevolge heeft, dat de bloemen, die uit zulk een zygote ontstaan, rood gekleurd zijn; ter vereenvoudiging kunnen wij dien factor met een letter aanduiden b.v. R. Evenzoo zullen wij veronderstellen, dat de vorming van witte bloemen een gevolg is van de aanwezigheid van een factor voor witte bloemen in de zygote, waaruit de witbloemige plant is ontstaan; wij zullen ook dien factor ter verkorting met een letter aanduiden en kiezen daarvoor de r.

Het blijkt nu, dat de roodbloemige planten der F_2 uitsluitend roodbloemige nakomelingen voortbrengen; daar is dus alleen de factor R aanwezig, en ontbreekt de factor r. Bedenkt men, dat de zygoten, waaruit deze planten zijn ontstaan, gevormd werden door het versmelten van twee gameten van de F_1-generatie, dan zal men niet kunnen ontkomen aan de gevolgtrekking, dat deze gameten dus ook uitsluitend den factor R bezeten moeten hebben.

Een soortgelijke redeneering voert er toe, te besluiten, dat er andere gameten waren, die door de planten der eerste generatie werden gevormd, waar alleen de factor r in voorkwam en de factor R in ontbrak; deze leverden zygoten ook alleen met r, die dus witbloemige planten voortbrachten.

Op deze wijze voortredeneerende, komt men tot de conclusie, dat in de F_1 twee soorten van gameten zijn ontstaan, zulke met den factor R en andere met den factor r. Het toeval zal bij de bevruchting een rol gespeeld hebben en daardoor zal een vrouwelijke gamete met R samengekomen zijn hetzij met een overeenkomstige, waarop een zygote RR is gevormd, d.w.z. een, die roodbloemige planten levert, of met een gamete met r, waarop een zygote Rr is gevormd, d.w.z. een bastaard, die in eigenschappen gelijk moet zijn aan de F_1-planten. Evenzoo zullen er vrouwelijke gameten met den factor r zijn ontstaan, die zich vereenigd kunnen hebben met een mannelijke gamete R; dan ontstond rR, die, blijkens het vroeger gezegde, indentiek is met Rr, dus een bastaard met rose bloemen; of de vrouwelijke r is samengekomen met een mannelijke r; dan is het product natuurlijk een zygote rr, dus een witbloemige plant.

Wanneer men nu veronderstelt, dat er van ieder van die soorten van gameten in de eerste generatie evenveel gevormd

worden, dan zullen er bij eenigszins talrijke kruisingen ongeveer evenveel zygoten RR, als Rr, rR en rr ontstaan, of met andere woorden, dan vindt men in de F_2 een verhouding van 1 RR: 2 Rr: 1 rr, dus juist wat experimenteel waargenomen



Fig. 245. Datura Stramonium met gedoornde vruchten.

is. Wanneer wij dit nog eens samenvatten in een schema, krijgt men het volgende te zien:

P hebben gameten	R ♀ en R ♂	r ♀ en r ♂
leveren F_1	Rr	
met gameten	R ♀ en r ♀	R ♂ en r ♂

deze geven vier combinaties in gelijk aantal:

RR Rr rR rr enz.

Het hier behandelde geval is niet datgene, wat men in de natuur het meeste aantreft, want intermediaire bastaarden zijn zeldzaam. Veel meer ziet men, dat de bastaard *patroklien* of *matroklien* is, dus in uitwendig zichtbare eigenschappen nadert tot den vader of tot de moeder, maar nog veel meer vindt men



Fig. 246. Datura Stramonium inermis met doornlooze vruchten.

bij monohybriden, dat de bastaard in uiterlijk geheel en al overeenstemt met een van de beide ouders.

Wij zullen een dergelijk geval hier behandelen, namelijk de kruising van den gewonen doornappel, *Datura Stramonium,* die in het bezit is van gedoornde vruchten, met een ras, dat ongedoornde vruchten heeft, *Datura Stramonium inermis* (zie fig. 245 en 246). De bastaard heeft gedoornde vruchten, in uiterlijk volkomen gelijk aan een van de beide ouders, onverschillig welke

van de twee men als moederplant, welke als vaderplant heeft gebezigd. Men zegt nu, dat het kenmerk gedoorndheid *domineert,* of dat het kenmerk ongedoorndheid *recessief* is. Het moet hier dadelijk volkomen duidelijk zijn, dat dit niets te maken heeft met de factoren, die in de kiemcellen aanwezig zijn, maar dat het hier alleen gaat om de uiterlijke verschijning; de bastaard is dus phaenotypisch gelijk aan *Datura Stramonium.*

Genotypisch bestaat die gelijkheid echter niet, want in de F_2 vindt een splitsing plaats in de verhouding 3 gedoornd tegen 1 ongedoornd. De recessieve vorm is in zijn nakomelingschap volkomen constant, maar de domineerende vorm blijkt te bestaan uit een zeker aantal individuën, die in de F_3 weer splitsen in 3 gedoornd: 1 ongedoornd en uit andere, die volkomen zuiver een nakomelingschap geven van gedoornde planten. Die 3 gedoornde in de F_2 zijn dus genotypisch niet gelijk; 1 ervan is zuiver gedoornd, maar 2 splitsen, zijn dus heterozygoten; dat kan men er uiterlijk echter niet aan zien, dat leert pas het onderzoek van de nakomelingschap.

Noemt men den factor voor gedoorndheid hier eens D en dien voor de ongedoornde vruchten d, dan is de bastaard Dd en er ontstaan in de F_2 weer planten DD, Dd, dD en dd in gelijk aantal. Alleen dd zijn ongedoornd en homozygotisch, zoodat zij ook alleen ongedoornde nakomelingen voortbrengen; de drie andere zijn phaenotypisch gelijk en alle gedoornd, maar de DD is homozygotisch en splitst dus niet meer, terwijl zoowel Dd als dD splitsen op dezelfde wijze als de F_1.

Uit het bovenstaande blijkt wel, dat het geval bij den doornappel in beginsel niet verschillend is van het eerst beschreven geval bij den leeuwenbek. Wat de factoren betreft, is er geen verschil; de verschilpunten hebben alleen betrekking op een zeer ondergeschikt iets, op het phaenotype. Of een kenmerk domineert, dan wel recessief is, doet betrekkelijk weinig ter zake, het komt aan op de genotypische samenstelling van het ras.

De hier gegeven voorstelling wordt niet door alle onderzoekers gedeeld; er bestaat namelijk een theorie, die bestempeld wordt met den Engelschen naam van *„presence-absence theorie”.* Dit is niets anders dan de veronderstelling, dat, wanneer men te maken heeft met twee kenmerken, die ten opzichte van elkaar *antagonistisch* zijn, d.w.z. die bij kruising zich zoo gedragen, dat

het eene domineert en het andere recessief is, dit zou berusten op de *aanwezigheid* van den factor bij de domineerende soort en de *afwezigheid* daarvan bij den recessieven vorm. In het bovenstaande geval zou dus de doornappel den factor DD hebben gehad, de *Datura Stramonium inermis* zou dien factor gemist hebben; bij den bastaard zou enkel D aanwezig zijn geweest. Men kan inderdaad alles, wat wij tot nu toe besproken hebben, ook op deze wijze voorstellen, maar men moet wel bedenken, dat men dan een hypothese er bij gemaakt heeft en men moet er zich voor hoeden, die hypothese als een goed bewezen stelling te aanvaarden, zooals niet zelden geschiedt.

Er bestaan ook gevallen, waar van domineeren geen sprake is en waar toch ook niet gezegd kan worden, dat de bastaard het midden houdt tusschen de beide ouders; daar vooral blijkt, dat het phaenotype voor het wezen van het verschijnsel van weinig belang is. Ik wil er even een enkel voorbeeld van noemen, maar ik kies daarvoor een uit het dierenrijk, omdat dit veel opvallender is, dan hetgeen bij planten bekend is geworden.

Er bestaat namelijk een ras van kippen, die men *Andalusische hoenders* noemt; de kleur van die dieren is blauw. Zij zijn nooit zuiver voort te planten, omdat het inderdaad heterozygoten zijn; hun nakomelingschap splitst in de verhouding 1 zwart: 2 blauw: 1 wit met grijze spikkels. Kruist men een zwarte met een witte met grijze spikkels, dan komt er een blauwe voor den dag. Niemand zou hebben kunnen vermoeden, dat de bastaard van die twee dat uiterlijk zou hebben, terwijl toch de bastaardsplitsing op zich zelf uiterst eenvoudig is en slechts op één paar antagonistische eigenschappen berust, of, zooals men het ook wel noemt, op één stel *allelomorphe* kenmerken.

Ten slotte wil ik hier nog een voorbeeld van bastaardsplitsing behandelen, waar men te doen heeft met monohybriden; het betreft namelijk kenmerken van het endosperm. Men zal zich herinneren, dat het endosperm ontstaat, nadat er bevruchting heeft plaats gehad, dat het dus min of meer te beschouwen is als een tweede embryo, dat naast het gewone ligt. De eigenschappen van de zygote, die bij de gewone plant meestal pas zichtbaar worden, nadat het zaad gekiemd is en er minstens een jonge plant uit is opgegroeid, zijn bij het endosperm dadelijk in het zaad waarneembaar. Daardoor wordt het veel eenvoudiger,

bij endospermkenmerken aantallen van planten te tellen, dan daar, waar men groote terreinen voor de kulturen noodig heeft.

Zoo is er een kruising uitgevoerd tusschen de gewone rijst, *Oryza sativa,* en de kleefrijst, *Oryza glutinosa.* Laatstgenoemde, op Java bekend onder den naam ketan, onderscheidt zich, door-

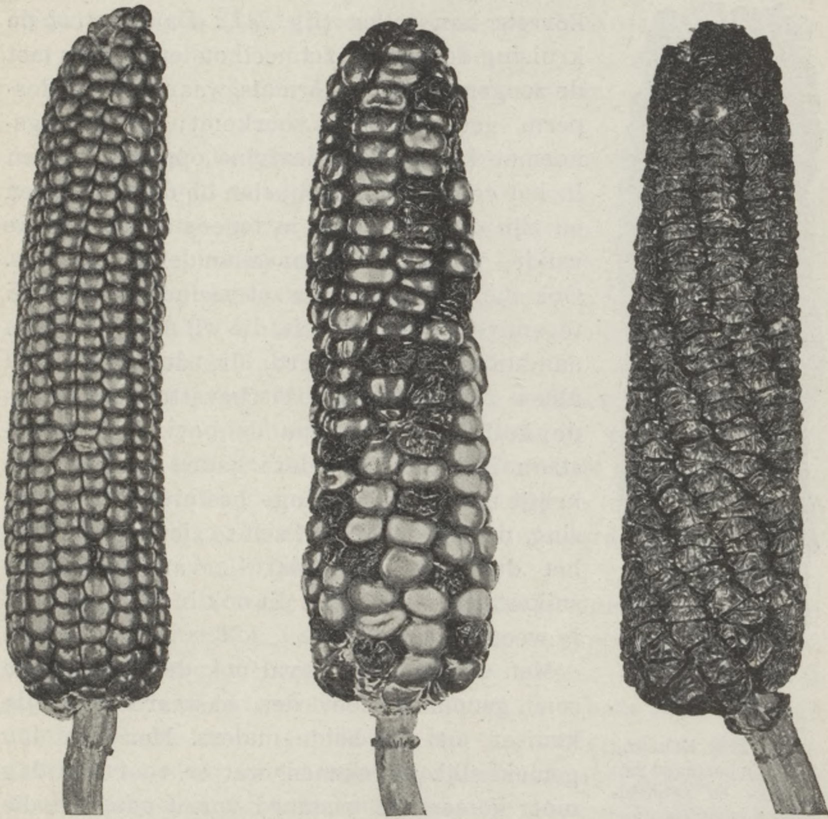


Fig. 247. Links zetmeelmais, rechts suikermais; in het midden de F_2 van de kruising van zetmeel- en suikermais met 25 $^0/_0$ suikermaiskorrels.

dien het endosperm geen zetmeel bevat, maar dextrine. Kruist men die twee, dan treedt er een bastaard op, die volkomen het uiterlijk heeft van de gewone rijst, dus de zetmeelhoudendheid domineert; dat is dadelijk aan de bevruchte aren te zien. Laat men deze korrels nu kiemen en bestuift men de zoo ontstane planten met elkaar, dan ziet men sommige planten optreden met

ketankorrels, andere met rijstkorrels. De telling van een dergelijk geval op Java leverde op: 2484 ketankorrels tegen 7572 rijstkorrels, dus een verhouding van 1 : 3,05, of met andere woorden, vrijwel de theoretisch berekende getallen voor een monohybride.

Nog fraaier kan men hetzelfde zien bij de mais, omdat men daar aan een en dezelfde kolf het aantal korrels kan tellen (fig. 247). Daar betrof de kruising de gewone zetmeelhoudende mais met de zoogenaamde suikermais, waar in het endosperm geen zetmeel voorkomt; de laatstgenoemde korrels, die dextrine opgelost hebben in het celvocht, schrompelen bij droging ineen en zijn doorschijnend in tegenstelling van de ronde witachtige zetmeelhoudende korrels. Ook hier domineert de zetmeelhoudendheid Z tegenover de suikermais, die wij met *zz* kunnen aanduiden. De bastaard, die dus Z*z* is, zal alleen zetmeelmaiskorrels bevatten; dat is dan de kolf, die direct na de bevruchting ontstaan is. Laat men deze zaden kiemen, dan krijgt men na onderlinge bestuiving de splitsing, die aan elke kolf zelf te zien is, doordien het duidelijk blijkt, dat $^1/_4$ van de korrels suikermais zijn, zooals dit ook in de figuur 247 is weergegeven.



Fig. 248. Kruising van den bastaard van suiker- en zetmeelmais met suikermais; 50 $^0/_0$ van de korrels zijn zetmeelmais, 50 $^0/_0$ zijn suikermais.

Men heeft in dit geval ook de proef op de som genomen, door den bastaard terug te kruisen met de beide ouders. Men kan dan gemakkelijk uitrekenen, wat er voor den dag moet komen. De bastaard vormt gameten, die òf den factor Z òf *z* bevatten. Kruist men nu met zetmeelmais, dan zullen de gameten daarvan alleen den factor Z bezitten; de kruising zal dus geven hetzij ZZ of Z*z*, dus een homozygotische zetmeelmais of een heterozygotische, die blijkens het vorige ook phaenotypisch gelijk zal zijn aan zetmeelmais; bij deze kruising is dus alles zetmeelmais.

Anders wordt het, wanneer men terugkruist met de recessieve ouders, dus met de suikermais. Deze heeft alleen gameten met

den factor *z*; de eenige mogelijke combinaties zullen dus zijn Z*z* en *zz* en wel van beide evenveel, zoodat er dus moet komen 50 % zetmeelmais en 50 % suikermais. Die getallen zijn inderdaad gevonden, zooals men wel kan op maken uit fig. 248, waar een dergelijke kolf is afgebeeld. Het behoeft wel nauwelijks gezegd, dat zulke vooruit berekende resultaten er zeer veel toe hebben bijgedragen, om de juistheid der wetten van MENDEL aan te toonen.

§ 52. DI- TOT POLYHYBRIDEN.

Wij hebben de twee eerste wetten van MENDEL nu leeren kennen, waarvan de eene zegt, dat bij kruising van homozygoten een eenvormige eerste generatie ontstaat, en de tweede, dat, wanneer die homozygoten slechts in één stel kenmerken verschillen, de splitsing in de tweede generatie plaats heeft in de verhouding 1 : 2 : 1, of, wanneer een van de kenmerken domineert, in de verhouding 3 : 1.

De derde wet van MENDEL zegt, dat, wanneer er meer stellen antagonistische eigenschappen bij de ouders verschillend zijn, elk daarvan zich gedraagt, alsof de andere niet aanwezig waren; de factoren splitsen onafhankelijk van elkaar, of wanneer men gebruik maakt van het nieuw gevormde woord, zij *„mendelen”* onafhankelijk van elkaar.

Wij zullen dit weer met een voorbeeld duidelijk maken en daarvoor een kruising van den paarsen doornappel, *Datura Tatula,* met de *Datura Stramonium inermis* kiezen. De eerste heeft paarse bloemen en gedoornde vruchten, de tweede witte bloemen en doornlooze vruchten. Zooals uit de vorige § is gebleken, domineert gedoorndheid over het gemis aan doornen en evenzoo is uit bijzondere proeven gebleken, dat paarse bloemen domineeren over witte. De F_1, die eenvormig is, zal dus paarse bloemen bezitten en de vruchten zullen gedoornd zijn. Noemt men den factor voor paarse bloemen P, dien voor witte bloemen p en gebruikt men overigens weer de letters, die in de vorige § hebben dienst gedaan voor de aanduiding der factoren, dan is *Datura Tatula* weer te geven door DDPP, *Datura Stramonium inermis* door d d p p. De F_1 is dan D d P p, phaenotypisch gelijk aan de *D. Tatula.* De geslachtscellen zullen dus in vier verschillende vormen kunnen voorkomen, namelijk D P, D p,

d P en d p. Deze vindt men natuurlijk zoowel vrouwelijk als mannelijk en alle combinaties hiervan zijn denkbaar, wat men het beste uitwerkt met behulp van een schema, zooals hier volgt:

D P D P 1	D p D P 2	d P D P 3	d p D P 4
D P D p 5	D p D p 6	d P D p 7	d p D p 8
D P d P 9	D p d P 10	d P d P 11	d p d P 12
D P d p 13	D p d p 14	d P d p 15	d p d p 16

Men ziet, dat hier 16 mogelijke combinaties zijn, maar deze zijn niet alle van elkaar verschillend. Het blijkt vooreerst, dat er 4 homozygoten zijn, namelijk 1, 6, 11 en 16; daarvan is 1 gelijk aan *D. Tatula,* 16 gelijk aan *D. Stramonium inermis* en 6 en 11 zijn twee nieuwe combinaties, die, omdat zij homozygoten zijn, ook in de nakomelingschap constant zullen zijn.

Op de andere diagonaal van het vierkant liggen alleen heterozygoten, namelijk 4, 7, 10 en 13, die dus op *D. Tatula* zullen gelijken, maar die volkomen gelijk zijn aan de F_1, zoodat zij in de volgende generatie weer op dezelfde wijze zullen splitsen. De overige nummers zijn ten deele homo- en ten deele heterozygotisch; zoo zijn 2 en 5 homozygotisch voor de D met het domineerende kenmerk, maar heterozygotisch voor de P, evenzoo 3 en 9 voor de D heterozygotisch en homozygotisch voor de P met het domineerende kenmerk. Dan zijn 8 en 14 eveneens heterozygotisch voor de D en homozygotisch voor de p, maar de laatste met het recessieve kenmerk, en eindelijk 12 en 15 homozygotisch voor de d met het recessieve kenmerk en heterozygotisch voor de P.

Het aantal genotypisch verschillende vormen in de F_2 zal dus 9 zijn, want 2 = 5, 3 = 9, 8 = 14, 12 = 15, 4 = 7 = 10 = 13.

Het aantal phaenotypen is daarentegen veel kleiner, want 1, 2, 3, 4, 5, 7, 9, 10 en 13 zijn gelijk aan de *Datura Tatula* (phaenotypisch), dus samen 9; 6, 8 en 14 hebben gedoornde vruchten, maar witte bloemen, dus totaal 3 van de 16 individuen; 11, 12 en 18 hebben purperen bloemen, maar gladde vruchten, dus ook weer 3 individuen en eindelijk is 16, dat als enkeling in het schema staat, gelijk aan *Datura Stramonium inermis*. Er zijn dus in het geheel 4 phaenotypen en deze komen voor in de verhouding 9 : 3 ÷ 3 : 1.

Iedereen zal nu wel kunnen uitrekenen, wat er voor den dag komt, wanneer men van elk van deze vormen de F_3 gaat analyseeren en evenzoo, wat de terugkruising met de ouderlijke vormen moet opleveren.

Verschillen de ouders in 3 stel factoren, dan kan ieder voor zich nagaan, wat er voor den dag moet komen; wij zullen de berekening trouwens in de volgende § nog voor een bizonder geval uitvoeren. Wanneer ook hierbij telkens één eigenschap domineert, zal het aantal denkbare combinaties in de F_2 bedragen 64. Daaronder zijn dan 27 verschillende genotypen, maar slechts 8 verschillende phaenotypen, die op zullen treden in de getallenverhouding 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1. Er zullen ook 8 verschillende homozygoten zijn, maar slechts één van deze 64 zal recessief zijn voor alle drie de eigenschappen.

Meer in het algemeen zal men kunnen zeggen, dat, wanneer de ouders in n stel factoren verschillen, het aantal denkbare combinaties in de F_2 bedraagt 4^n. Het aantal verschillende genotypen zal dan zijn 3^n, terwijl het aantal verschillende homozygoten zal zijn 2^n. Datzelfde getal zal men ook vinden voor het aantal verschillende phaenotypen, wanneer alle stellen factoren telkens een domineerend kenmerk vertoonen. De verhouding, waarin de verschillende phaenotypen in de F_2 optreden zal zijn:

$$\underbrace{3^n}_{1\text{ maal}} : \underbrace{3^{n-1} : 3^{n-1} : 3^{n-1} \ldots}_{\frac{n}{1}\text{ maal}} : \underbrace{3^{n-2} : 3^{n-2} : 3^{n-2} \ldots}_{\frac{n(n-1)}{1\,.\,2}\text{ maal}} :$$

$$\underbrace{3^{n-3} : 3^{n-3} : 3^{n-3} : 3^{n-3} \ldots}_{\frac{n(n-1)(n-2)}{1\,.\,2\,.\,3}\text{ maal}} : \ldots\ldots : \underbrace{3 : 3 : 3 \ldots}_{n\text{ maal}} : \underbrace{1}_{1\text{ maal}} .$$

Het zal wel duidelijk zijn, dat de zaak eenigszins meer gecompliceerd wordt, wanneer geen algemeene dominantie voorkomt; laten wij nog een enkel voorbeeld geven voor dihybriden. Daarvoor kies ik het geval, dat door BAUR nader geanalyseerd werd, waar een roode pelorische leeuwenbek gekruist werd met een witten normalen. Rood en wit zijn antagonistisch ten opzichte van elkaar; rood kan aangegeven worden met RR, wit met r r, terwijl de heterozygote Rr rose is. Onder een *peloria* verstaat men een bloem, die radiair-symmetrisch is bij een plant, die normaal monosymmetrische bloemen voortbrengt. Bij kruising bleek de normale bloem te domineeren over de pelorische; men kan dus de normale bloem aanduiden door N N, de pelorische door n n, terwijl de bastaard dan zal zijn N n, die echter phaenotypisch gelijk is aan de normale.

Gekruist werden dus de roode pelorische R R n n met de witte normale, r r N N; de F_1 was van een samenstelling R r N n, dus rose met normale bloemen. Men kan nu op de wijze, hierboven aangegeven, een schema opzetten van de verschillende combinaties van gameten. die er mogelijk zijn bij de bestuivingen, die in de F_1 kunnen uitgevoerd worden en krijgt dan gameten met de factoren R N, R n, r N en r n in de vrouwelijke en in de mannelijke cellen:

R N R N 1	R n R N 2	r N R N 3	r n R N 4
R N R n 5	R n R n 6	r N R n 7	r n R n 8
R N r N 9	R n r N 10	r N r N 11	r n r N 12
R N r n 13	R n r n 14	r N r n 15	r n r n 16

Uitvoerig zullen wij dit niet meer analyseeren, alleen opmerken, dat 1, 2 en 5 rood en normaal zijn; 6 rood en pelorisch is, 3, 4, 7, 9, 10 en 13 rose en normaal zijn, 8 en 14 rood en pelorisch, 11, 12 en 15 wit en normaal zijn, terwijl eindelijk 16 wit en pelorisch is. Hier komt dus een verhouding tusschen de verschillende phaenotypen voor den dag van 6 : 3 : 3 : 2 : 1 : 1, waaruit men gemakkelijk kan komen tot de vroeger opgegevene voor de dihybriden van 9 : 3 : 3 : 1.

Uit het bovenstaande blijkt wel reeds, dat men bij kruising van twee niet geheel aan elkaar gelijke vormen in de tweede en verdere generaties een aantal *combinaties* zal kunnen zien optreden, die men vroeger onder het algemeene begrip van de variabiliteit heeft gebracht, toen men deze combinaties niet kon onderscheiden van de modificaties.

Het is dan ook zeer begrijpelijk, dat vroegere kweekers beweerden, dat bastaardeering de variabiliteit zou bevorderen; men had dan te maken met bastaardsplitsing in de F_2. Wanneer het er om te doen is, nieuwe vormen in den handel te brengen, wordt deze methode door kweekers in den tuinbouw algemeen toegepast; het heet dan, dat men eerst het constante type van de soort verbrijzelen moet, voordat het gelukt, nieuwe vormen te verkrijgen.

Nu men eenmaal de wetten van Mendel kent, kan men hier veel systematischer te werk gaan, zooals nog met een voorbeeld zal worden toegelicht. De gewone *Primula sinensis* komt, zooals alle *Primula's,* in twee vormen voor, een lang- en een kortstijlige. Het blijkt, dat men hier te doen heeft met een stel mendelende eigenschappen, waarbij de kortstijligheid domineerend is, dus b.v. aan te duiden met de letters KK of ook wel Kk, terwijl langstijlige altijd zijn kk. Langstijlige brengen dus, daar zij homozygotisch zijn, altijd zuivere nakomelingen voort; kortstijlige zullen dit doen, wanneer men de KK in handen heeft. Maar dit kan men er uiterlijk niet aan zien; heeft men daarentegen Kk, dan treedt in de volgende generatie splitsing op. Vroeger heeft men dit nooit begrepen, terwijl men het nu vrij gemakkelijk in de hand heeft den vorm zuiver te krijgen; dat is in dit geval voor den kweeker van belang, omdat de vorm van de bloem samenhangt met de lang- of kortstijligheid.

Zoo eenvoudig is de zaak echter meestal niet; wanneer sterke

heterozygotie voorkomt, zooals bij het suikerriet, de suikerbiet en de vruchtboomen, doet men meestal goed op de oude wijze bij de kruisingen min of meer op het toeval te vertrouwen en dan te gaan selecteeren, tenzij men in staat is, den eenmaal verkregen heterozygotischen vorm langs ongeslachtelijken weg voort te planten, daar men dan bevrijd is van verdere bastaardsplitsingen. Dat geschiedt bij het suikerriet en ook bij onze vruchtboomen, die veredeld worden om ze constant te houden, terwijl men, zooals algemeen bekend is, de vruchtboomen uitzaait, wanneer men over nieuwe vormen wil beschikken. Het zijn zulke gevallen, die het denkbeeld ingang hebben doen vinden, dat men met behulp van selectie nieuwe vormen zou kunnen verkrijgen, een denkbeeld, waarop, zooals bekend is, Darwin zijn theorie gebouwd heeft.

Het zal wel duidelijk zijn, dat men bij eenigszins hoogere polyhybriden al spoedig tot zulke geweldige getallen komt, dat een analyse niet of bijna niet is uit te voeren. Toch kan men zich dan nog wel eens helpen, door slechts één enkel kenmerk in het oog te houden en de rest te verwaarloozen; in dat opzicht gedragen de vormen zich dan natuurlijk als monohybriden. Het bezwaar is, dat men dan min of meer raden moet, wat een enkelvoudig kenmerk is. Toch kan men, zoo te werk gaande, achtereenvolgens verschillende factoren te weten komen, ook bij planten, die in een groot aantal factoren verschillen.

Op die wijze kan men dus als het ware een analyse van de soort uitvoeren. Zooals een chemicus een analyse maakt met behulp van een reageerbuis, zoo doet een bioloog dit door te gaan bastaardeeren. En evenals de chemicus zijn analyse controleert, doordat hem dan daarna de synthese moet gelukken, zoo gaat ook de bioloog te werk, die nadat hij een zeker aantal factoren uit elkaar heeft gehaald, deze nu weer bijeen brengt, door bepaalde kruisingen uit te voeren, die hem dan moeten voeren tot het resultaat, te voren door hem berekend.

Men vindt echter alleen die factoren, waarin de beide vormen, die men met elkaar kruist, verschillen; alle overige blijven voorloopig in het duister. Maar het is dan ook wel duidelijk, dat, wanneer men van een plant zegt, dat men deze voor kan stellen b.v. door de letters PPDD, dit slechts een zeer klein deel van de werkelijke samenstelling is; het is een verkorte uitdruk-

king voor iets, dat men zou moeten voorstellen door . . . . PPDD . . . . enz.

De vraag kan nog gesteld worden, of inderdaad bij alle kruisingen de wetten van MENDEL geldig zijn. Toen men eenmaal begon met uitvoeriger waarnemingen, kwamen er spoedig verschijnselen voor den dag, dic uitzonderingen schenen te zijn. Van een aantal daarvan is het ten slotte gebleken, dat zij toch onder de algemeene wetten kunnen worden ondergebracht. Wij zullen deze in de volgende §§ iets meer in bizonderheden bespreken, om dan de vraag nog eens te herhalen, of bij de geslachtelijke voortplanting werkelijk alles mendelt?

§ 53. KRYPTOMERIE; EPISTATISCHE FACTOREN.

Een geval, dat bij de verklaring tot groote moeilijkheden aanleiding heeft gegeven, is dat van het optreden van kenmerken bij de nakomelingen, die aan de ouders niet eigen waren. Vroeger sprak men in zulke gevallen van *atavisme,* waarbij dan bedoeld werd, dat dit kenmerk vermoedelijk aan de voorouders van die plant of dat dier eigen geweest zou zijn. Ondertusschen gaf een dergelijk woord geen verklaring en er werd vervolgens gesproken van het voorkomen van verborgen eigenschappen, die bij de nakomelingen voor den dag zouden komen; maar ook dit woord *kryptomerie* gaf geen uitsluitsel omtrent den aard van het verschijnsel.

Een verklaring werd pas gevonden, toen het bleek, dat voor het optreden van een bepaald kenmerk de aanwezigheid van twee factoren moest worden aangenomen. Ieder van die factoren op zichzelf is dan uitwendig niet zichtbaar, maar pas in combinatie treedt er een duidelijk kenmerk voor den dag.

Het beste zal het verschijnsel begrepen worden, wanneer wij een bepaald voorbeeld ter illustratie kiezen. Bij kruising van twee rassen van pronkerwten, *Lathyrus odoratus,* die beide witte bloemen hadden, werd een bastaard verkregen met gekleurde bloemen, die echter in de F_2 splitste in de verhouding 9 gekleurd: 7 wit. Deze getallenverhouding leverde den sleutel tot het raadsel; wanneer men bedenkt dat $9 + 7 = 16$ is, dan komt men al op het vermoeden, dat er hier twee factoren in het spel zijn. Tot beter begrip kan men aan deze factoren namen geven

en spreken van een chromogeenleverenden factor C en van een enzymleverenden factor E. Het geval was eigenlijk nog iets meer gecompliceerd, omdat de bastaard paarse bloemen had en de splitsing in F_2 leverde 27 paars, tegen 9 rood en 28 wit. De verklaring werd gevonden door het aannemen van een derden factor, die hier B genoemd zal worden en die ten gevolge heeft, dat de roode kleur in paars verandert, m.a.w. de reactie van het celvocht wordt anders. Een dergelijke factor, die op zichzelf niet tot uiting komt, maar die zijn aanwezigheid alleen maar kenbaar maakt door zijn werking op de uiting van een anderen factor, noemt men *epistatisch*. De eerste generatie had hier dus de samenstelling C c E e B b en de F_2 zal er uitzien, zooals in de tabel op de volgende bladzijde is aangegeven.

Zooals men ziet, is onder elk van de 64 mogelijke combinaties de kleur geschreven, die aan de bloemkroon eigen is. Het zal wel haast niet meer noodig zijn, er op te wijzen, dat alleen die bloemen gekleurd zijn, waarin de factoren C en E zitten; is een van deze of zijn beide in den vorm c of e aanwezig, dan zijn de bloemen wit. Komt er bij de C en de E een B, dan is de kleur paars; komt er bij een b, dan is de kleur rood. Telt men in dit staatje de verschillende gekleurde individuen op, dan blijkt, dat er 27 paarse zijn, tegenover 9 roode en 28 witte, dus wanneer men alleen op kleur let 36 gekleurd : 28 wit, dat is dus als 9 : 7, zooals boven gezegd werd.

De hier opgegeven getallenverhoudingen werden inderdaad gevonden en de kruisingen, die men nu verder uitvoerde, leverden het bewijs, dat deze voorstelling juist is. Het blijkt wel, dat een witbloemige plant genotypisch een zeer verschillende samenstelling kan hebben; de analyse daarvan levert pas de F_3. Kruist men b.v. met elkaar C C e e B b en c c E E b b, dus twee witte, dan moeten er voor den dag komen 50 % paarsbloemige en 50 % roode; kruist men daarentegen C c e e b b met c c E e b b, dus ook beide witbloemig, dan zal men krijgen 3 witbloemige en 1 roodbloemige plant.

De hier genoemde kruisingen, door Bateson en zijn leerlingen uitgevoerd, waren in werkelijkheid nog iets gecompliceerder, daar er nog twee epistatische factoren meer aanwezig waren, waarvan de eene een donkere kleuring van de geheele bloem gaf tegenover een zeer flauwe tint, terwijl de andere te maken had met de kleur

C E B C E B paars	C E b C E B paars	C e B C E B paars	c E B C E B paars	C e b C E B paars	c E b C E B paars	c e B C E B paars	c e b C E B paars
C E B C E b paars	C E b C E b rood	C e B C E b paars	c E B C E b paars	C e b C E b rood	c E b C E b rood	c e B C E b paars	c e b C E b rood
C E B C e B paars	C E b C e B paars	C e B C e B wit	c E B C e B paars	C e b C e B wit	c E b C e B paars	c e B C e B wit	c e b C e B wit
C E B c E B paars	C E b c E B paars	C e B c E B paars	c E B c E B wit	C e b c E B paars	c E b c E B wit	c e B c E B wit	c e b c E B wit
C E B C e b paars	C E b C e b rood	C e B C e b wit	c E B C e b paars	C e b C e b wit	c E b C e b rood	c e B C e b wit	c e b C e b wit
C E B c E b paars	C E b c E b rood	C e B c E b paars	c E B c E b wit	C e b c E b rood	c E b c E b wit	c e B c E b wit	c e b c E b wit
C E B c e B paars	C E b c e B paars	C e B c e B wit	c E B c e B wit	C e b c e B wit	c E b c e B wit	c e B c e B wit	c e b c e B wit
C E B c e b paars	C E b c e b rood	C e B c e b wit	c E B c e b wit	C e b c e b wit	c E b c e b wit	c e B c e b wit	c e b c e b wit

van de zwaarden (dat zijn in deze bloem de twee zijdelingsche bloembladen); in domineerenden vorm waren deze namelijk licht gekleurd, bij den recessieven factor donkerkleurig.

Het verschijnsel, dat twee witte individuën bij kruising een gekleurde heterozygote opleveren, is tamelijk dikwijls waargenomen, ook bij vele dieren, en de verklaring bleek steeds op dezelfde wijze te kunnen geschieden als bij *Lathyrus odoratus.*

Een ander geval, dat nog meer uitgeplozen is, heeft betrekking op den leeuwenbek, *Antirrhinum majus,* waarmede Baur meer in het bizonder proeven genomen heeft. Het zou geen zin hebben, deze hier in bizonderheden te behandelen; alleen geef ik ter illustratie eenige van de factoren, die Baur uit zijn onderzoek heeft meenen te mogen afleiden.

B is de grondfactor voor kleur; alle b b planten zijn wit, terwijl bij aanwezigheid van B alleen een lichtgele tint optreedt.

C verandert de lichtgele kleur in ivoorkleurig.

F geeft, wanneer B aanwezig is, een lichtrose kleur van den rug van de bovenlip.

A oefent invloed uit op de roode kleur, die er iets donkerder door wordt.

R geeft met B en F een vleeschkleurige bloem, waarvan de tint verschilt, naarmate A A of A a dan wel a a aanwezig is.

M geeft met B, F en R een roode kleur; de tint daarvan ondervindt invloed van de aanwezigheid van A en C.

L geeft met B, F, R en M een nog donkerder roode kleur.

G is een factor, die de roode kleur wijzigt tot een spikkeling, terwijl g een homogene kleur geeft.

D is een factor, die bij roodachtige bloemen de buis evenzoo kleurt als de lip, terwijl bij aanwezigheid van d de buis ivoorkleurig is.

E is de factor voor zygomorphe bloemen en e die voor pelorische.

Zoo had Baur een gelen leeuwenbek, waarvan de factorensamenstelling was B B c c f f A A R R M M l l G G d d E E, en een anderen, die roode pelorische bloemen had, met een factorensamenstelling B B C C F F A A R R M M l l g g D D e e; een kruising van die twee moet dus 1024 verschillende combinaties opleveren.

Om niet den indruk te geven, dat zulke epistatische factoren steeds alleen invloed uitoefenen op de kleur, wil ik hier nog één enkel voorbeeld geven, dat betrekking heeft op een ras van violieren, dat in Engeland bekend is onder den naam van „ten-week stocks".

Van deze violieren worden vormen gekweekt, die behaard, en andere, die glad zijn, en het blijkt, dat in het algemeen beharing domineert over onbehaard zijn, zoodat men daarvoor een factor H tegenover h kan aannemen. Ondertusschen is de zaak veel gecompliceerder, daar de factor voor beharing epistatisch is ten opzichte van kleur, zoodat beharing alleen dan voor

den dag treedt, wanneer de beide factoren voor kleur aanwezig zijn, die wij weer C en E kunnen noemen.

Uit het bovenstaande volgt, dat er bij kruising van twee gladde vormen een behaarde kan ontstaan. Zoo is C C E E h h gekleurd en glad, terwijl c c E E H H glad is met witte bloemen. Kruist men deze met elkaar, dan ontstaat er een F_1 C c E E H h, die behaard is en gekleurde bloemen heeft. In de F_2 zal deze splitsen in 9 planten, die C E en H bevatten, dus die gekleurd en behaard zijn, 3 met c E en H, dus die wit en glad zijn, 3 met C E en h, die gekleurd en glad zijn en 1 met c E en h, die witbloemig en glad is. De verhouding, die men vindt en die inderdaad is waargenomen, is dus 9 gekleurd en behaard, 3 gekleurd en glad, 4 wit en glad.

In het laatstbeschreven geval vindt men een verhouding, die men ook kan schrijven 3 : 9 : 4. Het is te begrijpen, dat men er licht toe komen kan, deze op te vatten als te zijn 1 : 2 : 1. Ik wijs hier even op, omdat het ter illustratie kan dienen van de moeilijkheden, die verbonden zijn aan een dergelijk onderzoek; zonder analyse van de F_3 mag men nooit conclusies trekken, die vaststaan.

Er valt uit het voorgaande nog een zeer belangrijke gevolgtrekking te maken, wanneer men bedenkt, dat de aanwezigheid van een epistatischen factor pas blijkt, wanneer er bij kruising een factor bijkomt, die aanleiding is tot het zichtbaar worden van een kenmerk, dat door dien epistatischen factor gewijzigd kan worden. Stel, dat ik in het vorige geval eens violieren had van een samenstelling c c e e H h, dan zou van die h niets te zien zijn, dus er zou ook niet blijken, dat deze plant heterozygotisch is; bij zelfbestuiving zou dit evenmin voor den dag komen. Alleen, wanneer toevallig gekruist werd met een plant, die de factoren C en E bevatte, zou die H zich kunnen uiten. Er volgt dus uit, dat men van geen enkel levend wezen met zekerheid kan verklaren, dat het volkomen homozygotisch is.

Ook moet er nog eens op gewezen worden, dat uitwendig aan een kenmerk niet te zien is, of het enkelvoudig is, dan wel berust op de aanwezigheid van meer factoren. In dat opzicht kan men zich sterk vergissen, wanneer men op den uiterlijken schijn afgaat.

Dat laatste wil ik ten slotte nog met een voorbeeld illustreeren,

dat meer betrekking heeft op een morphologisch kenmerk. Nilsson—Ehle heeft twee rassen van de haver gekruist, die tamelijk sterk verschilden. Aan het bloempakje van de eene zaten twee kafnaalden met een sterke knievormige buiging, terwijl het van onderen sterk behaard was. Bij het andere ras

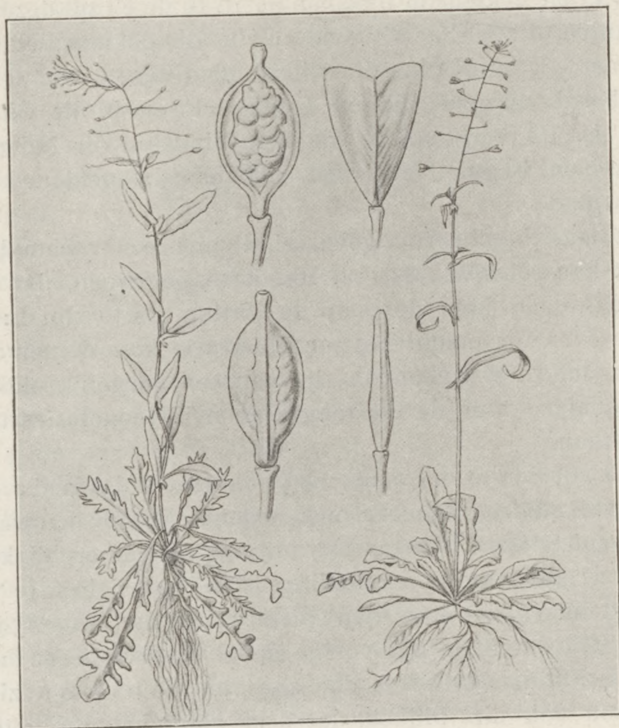


Fig. 249. Links Capsella Heegeri en rechts Capsella Bursa Pastoris; in beide gevallen is een geheele plant afgebeeld en een hauwtje, van twee kanten gezien.

kwam maar één enkele kafnaald voor, die niet gebogen was, terwijl de beharing ontbrak. Bij kruising ontstond een F_1 die ongeveer intermediair was, met één enkele knievormig gebogen kafnaald en met zwakke beharing. In de F_2 splitste deze zuiver in de verhouding 1 : 2 : 1, zoodat het geheele verschil op één enkelen factor berustte.

§ 54. Multiple factoren.

Een geval, dat bij de analyse groote moeilijkheden opleverde, werd door Nilsson-Ehle tot klaarheid gebracht. Ten einde dit beter begrijpelijk te maken, zal echter eerst een ander geval besproken worden, dat betrekking heeft op het herderstaschje, *Capsella Bursa Pastoris.*

Behalve de gewone vorm hiervan, die aan iedereen bekend is en die in het bezit is van driehoekige vruchtjes, komt er een vorm voor, die een kwart eeuw geleden door Solms-Laubach ontdekt werd en die den naam gekregen heeft van *Capsella Heegeri* (zie fig. 249). Deze bezit hauwtjes, die min of meer eivormig van gedaante zijn en niet driehoekig.

Bij kruising blijken driehoekige vruchten te domineeren over eivormige, maar in de F_2 komt er op 15 planten met driehoekige 1 met eivormige hauwtjes voor den dag. De verklaring werd gevonden, door aan te nemen, dat *Capsella Bursa Pastoris* een factorensamenstelling heeft, die men aan kan duiden met B B C C en *Caps. Heegeri* daarentegen b b c c. Ieder van de factoren B of C doet driehoekige hauwtjes optreden en ditzelfde geschiedt, wanneer zij beide aanwezig zijn.

Bij kruising ontstaat natuurlijk B b C c met driehoekige hauwtjes en deze splitst volgens het volgende schema in de F_2:

B C B C 1	B c B C 2	b C B C 3	b c B C 4
B C B c 5	B c B c 6	b C B c 7	b c B c 8
B C b C 9	B c b C 10	b C b C 11	b c b C 12
B C b c 13	B c b c 14	b C b c 15	b c b c 16

Alleen No. 16 is *C. Heegeri,* omdat er geen enkele factor B of C in voorkomt; alle 15 andere zijn *C. B. Pastoris,* maar zij zijn

genotypisch niet gelijk, zooals ten deele in de F_3 blijkt. Immers alleen 1, 2, 3, 5, 6, 9 en 11 geven uitsluitend *C. B. Pastoris;* 4, 7, 10 en 13 doen juist als de F_1, geven dus 15 *Pastoris* op 1 *Heegeri;* 8, 12, 14 en 15 daarentegen geven 3 *Pastoris* op 1 *Heegeri;* de geheele getallenverhouding is dus 7 : 4 : 4 : 1.

Het geval, door NILSSON-EHLE onderzocht, had betrekking op een kruising van roode en witte tarwe, die in de F_1 een intermediairen bastaard gaven. Het scheen nu, alsof deze in de volgende generaties constant was; constant behoudens de onvermijdelijk optredende modificaties.

Toen echter op groote schaal werd uitgezaaid, bleek, dat er in de F_2 zeer zeldzaam wel eens een witte tarweplant voor den dag kwam, en het kon uitgemaakt worden, dat dit ongeveer 1 op de 64 planten was. Hiermee was de sleutel tot het raadsel gevonden; die beide tarwesoorten verschilden namelijk in drie stel allelomorphe eigenschappen. De factoren werden door den onderzoeker met de letters R, S en T bestempeld. De aanwezigheid van ieder van die drie geeft aanleiding tot het optreden van een roode kleur, die des te intensiever is, naarmate het aantal van die factoren grooter is. Duidt men de kleuren aan met cijfers, dan geeft één enkele factor de kleur rood 1, twee factoren de kleur rood 2, enz. tot de kleur rood 6, zooals die bij de eene van de beide ouders gevonden werd, die dus de genotypische samenstelling had R R S S T T, terwijl daarentegen de witte tarwe was r r s s t t; hier had de korrel natuurlijk de kleur rood 0.

De bastaard van die twee was R r S s T t, met de kleur rood 3 en deze splitste op de gewone wijze volgens een schema, dat er uitzag, zooals op het tabelletje van de volgende bladzijde is aangegeven.

De cijfers onder de verschillende combinaties geplaatst, geven de kleur rood aan in tinten van 0 tot 6. Men ziet, dat er slechts één zuiver witte op die 64 planten voorkomt, zoodat de kans om deze te zien, niet zeer groot is, wanneer niet op ruime schaal wordt uitgezaaid.

Tellen wij eens op, hoeveel keeren elk van die kleuren gevonden wordt, dan vinden wij het volgende:

de kleur rood 0 (wit) komt voor bij 1 individu
„ „ „ 1 „ „ „ 6 individuën
„ „ „ 2 „ „ „ 15 „
„ „ „ 3 „ „ „ 20 „
„ „ „ 4 „ „ „ 15 „
„ „ „ 5 „ „ „ 6 „
„ „ „ 6 „ „ „ 1 individu

R S T R S T 6	R S t R S T 5	R s T R S T 5	r S T R S T 5	R s t R S T 4	r S t R S T 4	r s T R S T 4	r s t R S T 3
R S T R S t 5	R S t R S t 4	R s T R S t 4	r S T R S t 4	R s t R S t 3	r S t R S t 3	r s T R S t 3	r s t R S t 2
R S T R s T 5	R S t R s T 4	R s T R s T 4	r S T R s T 4	R s t R s T 3	r S t R s T 3	r s T R s T 3	r s t R s T 2
R S T r S T 5	R S t r S T 4	R s T r S T 4	r S T r S T 4	R s t r S T 3	r S t r S T 3	r s T r S T 3	r s t r S T 2
R S T R s t 4	R S t R s t 3	R s T R s t 3	r S T R s t 3	R s t R s t 2	r S t R s t 2	r s T R s t 2	r s t R s t 1
R S T r S t 4	R S t r S t 3	R s T r S t 3	r S T r S t 3	R s t r S t 2	r S t r S t 2	r s T r S t 2	r s t r S t 1
R S T r s T 4	R S t r s T 3	R s T r s T 3	r S T r s T 3	R s t r s T 2	r S t r s T 2	r s T r s T 2	r s t r s T 1
R S T r s t 3	R S t r s t 2	R s T r s t 2	r S T r s t 2	R s t r s t 1	r S t r s t 1	r s T r s t 1	r s t r s t 0

De cijfers 1, 6, 15, 20, 15, 6 en 1 worden verkregen door het uitwerken van $(1 + 1)^6$, of m.a.w. de verdeeling van die kleuren in de F_2 geschiedt volgens een binomiale kromme. Wanneer men nu daarbij bedenkt, dat ook uitwendige omstandigheden invloed kunnen hebben op de kleur, dan ziet men in, dat er tevens modificaties zullen optreden; hetgeen men in de natuur waarneemt, berust dus op een superpositie van combinaties en modificaties. Het is zeer goed te begrijpen, dat het vroeger niet gelukt is, die twee bronnen van variabiliteit uit elkaar te halen, daar het ook op het oogenblik, nu men deze verschijnselen kent, uiterst moeilijk is, ze in een bepaald geval geheel te analyseeren.

Er zijn bij planten meer gevallen van zulke *multiple* factoren bekend geworden, o.a. bij het vlas door de onderzoekingen van Mej. TAMMES; daar werd gebruik gemaakt van groottekenmerken, wat de zaak nog zooveel te moeilijker maakte. Het is niet onwaarschijnlijk, dat deze wijze van mendelen ten slotte in de natuur zeer veel zal blijken voor te komen.

Hoewel het min of meer buiten het kader van een boek over plantkunde valt, is het wellicht toch wel goed even te zeggen, dat men zich voorstelt, dat het bij de huidskleur van den mensch op soortgelijke wijze gaat als bij de tarwe van NILSSON-EHLE. Het is wel te begrijpen, dat waarnemingen bij den mensch op zeer groote moeilijkheden stuiten, vooral ook, omdat ieder individu vermoedelijk in hooge mate heterozygotisch is. Alleen het verzamelen van groote massa's feiten zal ons daar wellicht in de toekomst omtrent bepaalde vragen eenige zekerheid geven.

Er kan trouwens niet genoeg voor gewaarschuwd worden, al te spoedig gevolgtrekkingen te maken omtrent erfelijkheidsverschijnselen bij levende wezens, die in dat opzicht nog niet onderzocht zijn; elk nieuw onderzoek toch brengt ons dikwijls op nieuwe wegen met onvoorziene vergezichten. Nog veel onvoorzichtiger is het, wanneer men op grond van onderzoekingen, die verricht zijn aan enkele planten en dieren, bepaalde voorschriften gaat geven, ten opzichte van hetgeen er nu gebeuren moet met andere levende wezens, die niet direct punt van onderzoek hebben uitgemaakt.

§ 55. Bastaarden, die zich niet gedragen volgens de wetten van Mendel.

Tot nu toe werden tal van bastaarden besproken, die wel eens moeilijk te verklaren waren, maar die ten slotte toch steeds zich volgens de wetten van Mendel bleken te gedragen. Er zijn nu daarnevens verschijnselen bekend geworden, die op het eerste gezicht geheel buiten het gewone schema schenen te vallen, maar die er ten slotte toch nog onder te brengen waren, daartegenover andere, waarvan het wel zeker is, dat er van het gewone mendelen geen sprake meer is.

Laten wij eerst eens de eerste groep van gevallen aan de hand van enkele voorbeelden illustreeren. Van den gewonen leeuwenbek bestaat een vorm met geelgroene bladen, een zoogenaamde *aurea*-variëteit; wanneer men hiervan zaad wint, levert dit bij uitzaaiing $^1/_3$ groene en $^2/_3$ aurea-planten op.

Het leek, alsof dit onmogelijk volgens de wetten van Mendel kon gaan, maar niettegenstaande dit, heeft Baur de oplossing van het raadsel gevonden, door aan te nemen, dat er een stel factoren G zou zijn tegenover g, waarbij GG zou geven groene planten, Gg aurea-planten, en gg zou neerkomen op een totaal gebrek aan chlorophyl. Die laatste plantjes zouden dus geen levensvatbaarheid bezitten en bij nauwkeurig onderzoek van de kiemplantjes bleken er inderdaad een aantal kleurlooze te zijn.

Wanneer aurea Gg is, zal er bij zelfbestuiving moeten optreden 1 GG : 2 Gg : 1 gg, en daar de laatste wegvalt, blijft er over 1 groene tegenover 2 aurea's. Het bewijs werd geleverd door terugkruising van aurea met groen, dus Gg met GG; dan moet er voor den dag komen 50 % GG en 50 % Gg, wat inderdaad gevonden werd.

Hier hadden wij te doen met een bepaalde combinatie van factoren, welke plantjes opleverde, die niet levensvatbaar waren, zoodat de kiemplantjes niet tot ontwikkeling konden komen. Denken wij ons dit proces nog iets vervroegd, dan zou dit er op neer komen, dat sommige factorencombinaties in het geheel niet ontstaan en ook daarvan heeft men in den laatsten tijd voorbeelden leeren kennen.

Het onderwerp is nog te weinig opgehelderd, om het uitvoerig

te behandelen, maar ik wil er toch wel iets over zeggen. Bij verschillende soorten van het geslacht *Oenothera,* de teunisbloemen, die in een volgende § nog nader besproken zullen worden, is opgemerkt, dat men met heterozygoten te doen heeft, die alleen in dien vorm kunnen bestaan, waar de homozygoten dus geen levensvatbaarheid bezitten. Zoo zou *O. Lamarckiana* bestaan uit het complex *gaudens-velans,* terwijl de vereeniging *gaudens-gaudens* en evenzoo *velans-velans* niet levensvatbaar zoude zijn. Er zouden dus telkens van de mogelijke combinaties van de geslachtscellen, slechts 50 % tot stand komen en in verband daarmee vindt men dan ook voor de helft looze zaden in de vruchten van deze planten. Op dezelfde wijze bestaat *O. biennis* uit de complexen *albicans* en *rubens, O. muricata* uit de complexen *rigens* en *curvans.* Men kan zich dus ook voorstellen, dat bij kruising van twee van die heterozygoten dadelijk vier verschillende typen van nakomelingen voor den dag komen, wanneer deze alle levensvatbaar zijn. Of er ontstaan tweelingsbastaarden, zooals wanneer men *biennis* met *Lamarckiana* kruist, vormen, die Hugo de Vries met de namen *laeta* en *velutina* heeft aangeduid en die vooral te herkennen zijn aan den vorm, de kleur en de beharing van de bladen. Daar komt dan als compliceerende oorzaak nog bij, dat de pollenkorrels niet alle tot ontwikkeling komen, dat sommige van deze reeds niet levensvatbaar zijn, zoodat het verschijnsel van de *heterogamie* optreedt. Eindelijk bestaat ook nog de mogelijkheid, dat de stuifmeelbuizen niet alle met dezelfde snelheid door het stijlkaal groeien, ten gevolge waarvan de eene groep eerder bevruchting teweeg zal brengen dan de andere. Dan zal dus de hoeveelheid stuifmeel, die op den stempel gekomen is, invloed uitoefenen op het resultaat van de bestuiving.

Deze korte aanduiding moge voldoende zijn, om te doen zien, dat een zeker aantal van de afwijkende resultaten, die bij kruising in het geslacht *Oenothera* optreden, ten slotte toch weer teruggebracht kunnen worden tot verschijnselen, die vallen onder de wetten van Mendel. Daarmede is niet gezegd, dat alle afwijkingen bij de kruisingen in dit geslacht zich op die wijze zullen kunnen laten verklaren, maar een begin van de mogelijkheid van een verklaring is toch gegeven.

Er zijn andere gevallen, waarvan het wel heel zeker is, dat een

verklaring volgens de wetten van MENDEL niet mogelijk is. Ik heb hier meer in het bizonder het oog op de gevallen, die bekend zijn geworden van *factorenkoppeling* en *factorenafstooting*.

Het is wellicht goed, er op te wijzen, dat het geval van de epistatische factoren hier niets mee te maken heeft. Daar toch zijn de factoren zelf geheel onafhankelijk van elkaar, gedragen zich volgens de derde wet van MENDEL; alleen de uitwendige kenmerken, die een gevolg zijn van de aanwezigheid van die factoren, kunnen op elkaar inwerken, invloed op elkaar uitoefenen. Bij factorenkoppeling daarentegen geldt de derde wet van MENDEL niet, omdat de verschillende stellen van eigenschappen niet onafhankelijk van elkaar uitmendelen.

Ik zal hiervan één enkel voorbeeld behandelen, dat weer betrekking heeft op de pronkerwten, *Lathyrus odoratus*. Bij de variteit „Emily Henderson" komen bloemen voor met lange pollenkorrels en andere met ronde korrels. Wanneer men die met elkaar kruist, blijkt de bastaard lange pollenkorrels te bezitten, terwijl in de F_2 3 planten met lange, tegenover 1 plant met ronde pollenkorrels voor den dag komen. M.a.w. lange korrels domineeren tegenover ronde en men heeft te maken met één enkel stel antagonistische eigenschappen; wil men de factoren met letters aanduiden, dan kan men de langkorrelige planten noemen L L, de rondkorrelige l l.

Dit resultaat krijgt men, wanneer men alleen met planten met witte bloemen experimenteert, of wanneer men, niet op de kleur lettende, alle planten door elkaar heen onderzoekt. Maar onderzoekt men de verhouding bij de paarse bloemen, dan vindt men in de F_2 12 L : 1 l en bij de roode 1 L : 3, 2 l. Het vermoeden lag dus voor de hand, dat er eenige samenhang zou bestaan tusschen den factor voor lang pollen en den factor, die rood in paars verandert en dien wij vroeger met B hebben aangeduid.

Bestond die samenhang niet, dan zou men verwachten, dat de geslachtscellen van de F_1 er als volgt uit zouden zien: 1 B L : 1 B l : 1 b L : 1 b l. Nu die samenhang er wel is, moeten er dus sommige combinaties in grooter aantal aanwezig zijn en BATESON, die dit onderzocht, heeft verondersteld, dat de verhouding zou zijn 7 B L : 1 B l : 1 b L : 7 b l. Men kan natuurlijk uitrekenen, wat de samenstelling van de F_2 zal zijn, wanneer men deze veronderstelling maakt en daarbij is het volgende berekend en gevonden:

	paars		rood		wit	
	lang pollen	rond	lang pollen	rond	lang pollen	rond
waargenomen	1528	106	117	381	1199	394
berekend	1448,5	122,7	122,7	401,5	1220,5	407,4

Men ziet, dat de overeenstemming vrij goed is, al zijn de afwijkingen ook wellicht iets te groot, om te kunnen aannemen, dat de geheele verklaring reeds gevonden is.

Bateson heeft aangenomen, dat in andere gevallen de verhouding bij de factorenkoppeling zou zijn 15 : 1 : 1 : 15 en men kan het algemeener stellen als n : 1 : 1 : n. Daaruit laat zich afleiden, dat dan de samenstelling van de tweede generatie moet zijn $(3n^2 + 4n + 2) : (2n + 1) : (2n + 1) : n^2$.

Tegenover de factorenkoppeling staat nu de factorenafstooting, waarvan ook één enkel geval zeer kort vermeld zal worden, waarvan wij de kennis eveneens aan Bateson danken en dat weer betrekking heeft op pronkerwten, *Lathyrus odoratus*. Terwijl men gewoonlijk bloemen aantreft met een recht naar boven gekeerd bloemblad, de zoogenaamde vlag, komen er ook voor met een helmvormige vlag; deze is recessief tegenover de rechtopstaande, die men dan aan kan duiden met R tegenover r voor de helmvormige vlag. Tenminste, zoo is het bij de planten met paarse en bij die met witte bloemen, terwijl daarentegen roode bloemen altijd een rechtopstaande vlag bezitten.

Men heeft daaruit afgeleid, dat de factor B, die wij reeds meer dan eens genoemd hebben en die de roode kleur in paars verandert, in de gameten niet samen met R kan voorkomen en omgekeerd, zoodat van de vier mogelijke combinaties er alleen zouden overblijven de B r en de b R. Dus iets, dat men als afstooting van factoren kan aanduiden, maar dat ook wel eens *valsche allelomorphie* is genoemd, omdat het wel duidelijk is, dat B en R tegenover elkaar doen, alsof zij één paar allelomorphe eigenschappen waren.

Er zijn gevallen bekend geworden, waar een bepaalde eigenschap alleen bij één sekse voorkomt, niet bij de andere. Om voorbeelden daarvan te vinden, moet men trouwens naar de dieren zien. Zoo is bij schapen gehoorndheid bij de mannetjes domineerend, bij de wijfjes recessief. Dientengevolge zijn de F_1-rammen alle gehoornd, de ooien alle hoornloos, terwijl in de F_2

bij de mannetjes 3 gehoornde op 1 hoornlooze voorkomen en bij de wijfjes 3 hoornlooze tegen 1 gehoornde.

Zulke gevallen hebben er toe geleid, dat men zich is gaan afvragen, of niet wellicht de geslachtelijkheid zelf ook zou kunnen berusten op Mendelsche factoren. Het meeste, wat daaromtrent gewerkt is, heeft betrekking op dieren en kan hier dus buiten bespreking blijven, nog te meer, omdat het hier een pas ontgonnen terrein betreft, waar de meeningen der onderzoekers nog zeer uiteenloopen.

Toch is het wellicht goed, één enkel geval te noemen, dat op planten betrekking heeft. De heggerank, *Bryonia dioica,* die bij ons in het wild voorkomt, is tweehuizig, zoodat mannelijke en vrouwelijke individuën worden aangetroffen. Correns heeft deze gekruist met de tweeslachtige *Bryonia alba* en uit het gedrag van de bastaarden en de nakomelingen bepaalde gevolgtrekkingen gemaakt omtrent de beide seksen.

Zijn voorstelling is dan, dat de vrouwelijke planten homozygotisch zouden zijn met het recessieve kenmerk, dus wil men het door een letter voorstellen, dat zij zouden zijn mm; daarentegen zouden de mannelijke planten heterozygoten zijn, dus Mm. Daaruit volgt, dat de vrouwelijke planten voortbrengen geslachtscellen, die alle aan elkaar gelijk zijn en die dus alle den factor m bezitten, terwijl de mannelijke geslachtscellen voor de helft den factor M en voor de andere helft den factor m zouden bevatten.

Bij de bevruchting zouden er dus ontstaan voor 50 % Mm, dat zijn mannelijke planten, en voor 50 % mm, dat zijn vrouwelijke planten, d.w.z. die verhouding van de geslachten blijft in opvolgende generaties constant.

Men heeft gemeend, dat bij sommige dieren juist de omgekeerde verhouding zou voorkomen, en de onderzoekingen van de laatste jaren omtrent de chromosomen, die het geslacht bepalen, hebben op deze zaken een nieuw licht geworpen. Intusschen zullen wij dit hier buiten beschouwing laten, omdat er nog slechts één enkel twijfelachtig geval bij een plant bekend is geworden van zulk een geslachtschromosoom, namelijk bij het mos *Sphaerocarpus.* In de volgende § zullen wij trouwens het geheele verband tusschen chromosomen en erfelijkheid nog iets nader onder de oogen zien.

§ 56. De stoffelijke dragers der erfelijke eigenschappen.

Toen ik in de vorige §§ over erfelijkheidsverschijnselen sprak, heb ik opzettelijk steeds vermeden de stoffelijke dragers en hun localisatie in de cel aan een nadere beschouwing te onderwerpen. Daarom werd het neutrale woord factoren gebezigd, waarin in het geheel geen hypothese ligt opgesloten.

Het is dan ook mijn bedoeling geweest, om duidelijk te doen uitkomen, dat alles, wat in de vorige bladzijden behandeld is geworden, waar is en waar blijft, geheel onafhankelijk van eenige theorie omtrent de plaats, waar die erfelijke eigenschappen in den een of anderen vorm in de cel gevonden worden.

Nu echter zullen wij ons afvragen, of er bepaalde deelen van de cel zijn, die meer dan andere in aanmerking komen, om te worden beschouwd als de dragers der erfelijke eigenschappen. Waar moet men zich dus denken, dat de Mendelsche factoren zijn gelocaliseerd?

Wij komen daarbij weer terug op een vroeger uitgesproken meening, dat de kernen de dragers zouden zijn der erfelijke eigenschappen. Men zal zich herinneren, dat de verschillende grootte van eicel en spermatozoïde, terwijl toch de kernsubstantie van die twee ongeveer even groot is, een sterk argument is ten gunste van deze meening. Natuurlijk gaat men daarbij uit van het feit, dat de eigenlijke bevruchting bestaat uit een vereeniging van twee kernen.

Er is dan ook in den tegenwoordigen tijd wel geen natuuronderzoeker, die er aan twijfelt, dat de kernen de dragers der erfelijke eigenschappen zijn. Bovendien zijn er enkele weinige gevallen bekend geworden, waar de eigenschappen overgedragen worden door het cytoplasma, die strekken om de rol van de kernen nog des te duidelijker te doen uitkomen. Ik zal deze gevallen slechts zeer kort noemen; ik bedoel enkele bonte planten, waar de afwezigheid van chlorophyl blijkbaar berust op de een of andere ziekte, die in de chlorophylkorrels of in het algemeen in het cytoplasma gelocaliseerd is. In zulke gevallen nu wordt de bontheid uitsluitend door de vrouwelijke cel overgedragen, terwijl de mannelijke, die bijna alleen uit kern bestaat, die eigenschap niet op de nakomelingen kan overbrengen.

Vraagt men zich nu af, welke deelen van de kern meer in het bizonder te beschouwen zouden zijn als dragers van erfelijke eigenschappen, dan komt men al spoedig tot het denkbeeld, dat dit de chromosomen zullen moeten zijn. Daarbij denkt men natuurlijk aan de wijze, waarop bij elke kerndeeling de chromosomen nauwkeurig overlangs gespleten worden, alsof het er om te doen ware, hun substantie gelijkelijk over de beide kernen te verdeelen. Dan moet daarbij de hypothese worden aangenomen, dat in de rustende kern die chromosomen hun individualiteit behouden, ofschoon dat in de groote meerderheid van de gevallen niet te zien is en er slechts heel enkele planten zijn, waar de chromosomen nog in de rustende kernen te onderscheiden zijn.

Maar het belangrijkste is zeker, dat, hetgeen bij de heterotypische kerndeeling geschiedt, een volkomen verklaring kan opleveren van de verschijnselen, die wij door MENDEL hebben leeren kennen. Het is toch bekend, dat dan twee geheele chromosomen uit elkaar gaan en dat er daarbij aangenomen wordt, dat het eene chromosoom van de moeder zou afstammen, terwijl het andere het vaderlijke chromosoom zou zijn.

De zaak wordt nu immers zeer eenvoudig; denken wij ons eens een kern met twee chromosomen als diploïd aantal, dan zullen de gameten één enkel chromosoom bevatten. Noemen wij het moederlijk chromosoom A en het vaderlijk a, dan heeft de zygote de chromosomen A en a; deze zullen zich gedurende een groote reeks van cellen deelen en daarbij blijven dus steeds A en a onafhankelijk van elkaar. Bij de reductiedeeling krijgt elke kern één chromosoom, dus hetzij A òf a.

Nemen wij eens aan, dat die chromosomen dragers waren van een paar antagonistische eigenschappen, dan kan men die letters A en a ook gebruiken voor de factoren en men heeft hier een zeer eenvoudige MENDELSCHE splitsing voor zich.

Zijn er in plaats van één, twee haploïde chromosomen, dan kunnen dit b.v. zijn, van de moeder komende A en B, van den vader komende a en b. Ook nu weer zal de zygote worden A a B b en bij de reductiedeeling gaan van elk stel een chromosoom naar de eene kern, het andere naar de andere kern. Alleen, dat behoeft niet steeds op dezelfde wijze te geschieden.

Immers de gameten knnnen nu de volgende samenstelling hebben: A B tegenover a b, maar ook A b tegenover a B. Men

ziet door het gebruik van deze letters, dat de derde wet van MENDEL hier voor den dag treedt en men heeft dan ook wel eens gezegd, dat men uit het cytologische gedrag van de chromosomen de wetten van MENDEL zou kunnen afleiden; daarbij vergeet men dan echter, dat daarbij een zeker aantal hypothesen moeten worden aangenomen. Men vergelijke met het gezegde ook nog eens fig. 236.

Nu is het uit het voorgaande wel voldoende duidelijk geworden, dat het aantal erfelijke factoren bij iedere plant zeer groot is, dat zij zeker veel meer in aantal zullen moeten zijn dan de chromosomen. Het gevolg zal dus moeten zijn, dat er verschillende factoren in een zelfde chromosoom gelocaliseerd moeten zijn en wanneer deze samen overgaan op de gameten, zullen zij dus ook niet onafhankelijk van elkaar kunnen mendelen, of m.a.w. er zal dan een volkomen factorenkoppeling optreden.

Men heeft nu zoo geredeneerd, dat men uit het aantal chromosomen moet kunnen berekenen, hoeveel onafhankelijk van elkaar mendelende factoren mogelijk zijn, en die berekening is werkelijk in enkele gevallen uitgevoerd, met dit gevolg, dat het niet geheel klopte. In het bizonder is hier veel onderzocht over de fruitvlieg, *Drosophila,* door den Amerikaanschen onderzoeker MORGAN en zijn school.

MORGAN heeft toen een hulphypothese ingevoerd, om de chromosomentheorie te redden, een hulphypothese, die ook om andere redenen niet onwaarschijnlijk is te achten. Hij stelt zich voor, dat er in het synapsis-stadium of daarna bij de gemini een uitwisseling van eigenschappen tusschen de verschillende chromosomen zou kunnen plaats hebben.

Daarbij wordt dan in het bizonder aan bepaalde stoffelijke processen gedacht, die door MORGAN en BRIDGES bestempeld zijn met de termen *linkage* en *crossingover*, wat dan hierop zou neerkomen, dat bij de gemini de chromosomen ten deele aan elkaar zouden kleven en nu bij het uiteengaan niet twee geheele chromosomen naar de beide polen zouden gaan, maar dat stukken van het eene zouden blijven hangen aan het andere op de wijze, zooals dit in fig. 250 schematisch is weergegeven; deze figuur is een reproductie van een van de figuren van MORGAN. In fig. 235 is de overkruising trouwens hier en daar te zien.

De genoemde Amerikaansche onderzoekers zijn nog verder

gegaan in hun gevolgtrekkingen. Zij hebben zich gezegd, dat wanneer factoren in een chromosoom dicht bijeen liggen, er veel kans moet zijn, dat deze bij dit proces van *overkruising* ook samen overgaan naar het andere chromosoom, of met andere woorden, het moet mogelijk zijn, uit de koppelingsverschijnselen eenigszins te weten te komen, waar bepaalde erfelijke eigenschappen in een chromosoom gelegen zijn. MORGAN en zijn school zijn er zoo toe gekomen platte gronden te maken voor de ligging der erfelijke eigenschappen in een chromosoom.

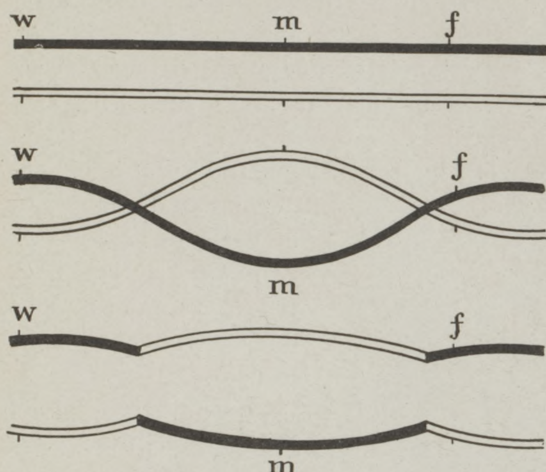


Fig. 250. Schema van de overkruising der chromosomen. In de bovenste figuur liggen twee chromosomen zonder kruising naast elkaar; zij wijken dan ook zoo uiteen bij de heterotypische deeling. Dientengevolge zullen de chromomeren *w*, *m* en *f* dan bijeen blijven, aan elkaar gekoppeld. In de tweede figuur is een dubbele overkruising geteekend, die in de onderste tot een uiteenwijken van chromosomen voert, die nu uit stukken van de vroegere vaderlijke en moederlijke chromosomen bestaan, zoodanig, dat *w* en *f* nog gekoppeld zullen blijven, maar deze twee niet meer met *m*. Naar MORGAN.

Wij bevinden ons hier op zeer hypothetisch terrein; het leek echter toch goed, iets van deze zeer suggestieve onderzoekingen te zeggen, omdat de mogelijkheid bestaat, dat zij binnen korten tijd ruimer toepassing zullen vinden, wanneer wellicht ook bij de plant op dergelijke verschijnselen de aandacht valt.

§ 57. MUTABILITEIT.

Tot nu toe hebben wij twee vormen van variaties leeren kennen, namelijk modificaties en combinaties; hier zal ons een derde en laatste soort bezig houden, namelijk de *mutaties*.

Mutaties zijn alle afwijkingen, die niet tot de beide vorige categorieën van variaties zijn te brengen en die in de nakome-

lingschap van het afwijkende individu erfelijk zijn. Men zal ze dus moeten zoeken bij homozygoten, of ten minste zeker moeten zijn, dat, wanneer men met heterozygoten werkt, de daarbij optredende afwijkingen niet een gevolg zijn van bastaardsplitsing. Deze laatste restrictie is wel noodig, omdat wij vroeger reeds gezien hebben, dat het eigenlijk niet uit te maken is, of een levend wezen een homozygoot is.

Het zal goed zijn, die verschijnselen der mutabiliteit te behandelen, aan de hand van hetgeen de ontdekker van het verschijnsel, Hugo de Vries, ons daaromtrent heeft geleerd.



Fig. 251. Oenothera Lamarckiana. Naar Hugo de Vries.

Op een terrein bij het buiten Jachtlust tusschen Hilversum en 's Graveland was een plant verwilderd, die nu en dan in onze tuinen gekweekt wordt, namelijk *Oenothera Lamarckiana,* de *Teunisbloem* van *de Lamarck.* Hier zag De Vries in het jaar 1886 individuën met afwijkende eigenschappen en dit was voor hem aanleiding, de plant aan een nauwkeurige studie te onderwerpen en o.a. exemplaren mee te nemen naar zijn proeftuin in den Amsterdamschen Hortus Botanicus, waar deze zorgvuldig werden uitgeplant, waar gewaakt werd tegen kruisbestuiving en waar zaad verzameld werd en weer uitgezaaid, waar dus de nakomelingschap in de opvolgende generaties zorgvuldig werd onderzocht.

Er traden nu telken jare een zeker gering aantal vormen op, die in eigenschappen afweken van de moederplant en die bij

uitzaaiing dadelijk constant bleken te zijn, behoudens zoo straks nader te vermelden gevallen.

Die vormen werden met namen aangeduid, waarin getracht werd, uitdrukking te geven aan hun meest in het oog vallende eigenschappen. Daarbij dient opgemerkt te worden, dat zulke eigenschappen zich meestal in de geheele plant uiten, dus betrekking hebben op hetgeen men gewoon is den habitus der planten te noemen; zoodoende is het meestal mogelijk, reeds aan de kiemplantjes te zien, met welke nieuwe soort men te doen heeft.



Fig. 252. Oenothera gigas. Naar HUGO DE VRIES.

Om een paar voorbeelden te geven, wijs ik op fig. 251, waar *Oenothera Lamarckiana* zelf is afgebeeld, en daarnaast op fig. 252, die een afbeelding geeft van *Oenothera gigas;* deze onderscheidt zich in het algemeen door grootere afmetingen, maar toch niet in elk opzicht, daar de vruchten korter zijn dan die van de oorspronkelijke soort. Ik zal overigens dezen reuzenvorm hier niet verder beschrijven, maar alleen vermelden, dat uit het cytologisch onderzoek blijkt, dat het aantal chromosomen hier het dubbele bedraagt van dat bij de gewone *Lamarckiana,* d.w.z. 28 in plaats van 14. Sommige onderzoekers meenen, dat dit de oorzaak van den reuzenvorm is, en zij beroepen zich daarbij o.a. op de proeven van WINKLER, die bij *Solanum nigrum* vormen heeft weten te verkrijgen, waar het aantal chromosomen verdubbeld was, en die het daarbij waarschijnlijk heeft gemaakt, dat dit verschijnsel primair is,

daarentegen de reuzenvorm, die er mee gepaard gaat, secundair.

Tegenover de reuzenvormen staan de dwergen, *Oenothera nanella,* die in hoofdzaak door de kleine afmetingen afwijken van den stamvorm. Om nog een voorbeeld te geven, dat zeer groote afwijkingen vertoont tegenover *O. Lamarckiana,* wil ik wijzen op de *Oenothera lata,* welke vorm zich b.v. onderscheidt door de breede bladen, maar ook door de steriliteit van het stuifmeel, zoodat zij nooit zuiver voort te planten is. Ik noem verder den roodnervigen vorm, *O. rubrinervis,* die zich bovendien onderscheidt door stengels, die bizonder gemakkelijk afbreken, *O. albida*, met witachtige bladen, *O. oblonga,* waar de soortsnaam ook weer op den bladvorm betrekking heeft, en *O. scintillans,* in fig. 253 afgebeeld, met bladen, die in het licht sterk schitteren, terwijl deze vorm zich van de meeste andere mutaties onderscheidt, doordien zij bij uitzaaiing niet constant is, maar slechts voor 70 % zuivere nakomelingen oplevert, terwijl de rest alles *Lamarckiana* is.



Fig. 253. Oenothera scintillans.
Naar HUGO DE VRIES.

Zooals reeds gezegd werd is het aantal mutaties, dat men elk jaar ziet optreden, aan groote wisselingen onderhevig, maar toch

is het steeds klein en daarbij voor de verschillende nieuwe vormen zeer verschillend. Er zijn mutanten, die men elk jaar weer ziet ontstaan, andere, die weinig optreden. *O. gigas* is in de kulturen van DE VRIES zelfs slechts één enkele maal opgetreden, daarbuiten nog slechts twee maal gevonden, eens te Haarlem en eens te New-York.

Het hier gezegde zal het beste duidelijk worden uit de volgende tabel, die betrekking heeft op de kulturen van DE VRIES in de eerste jaren van zijn onderzoek. Daarbij vindt men in den aanvang telkens twee jaren aangegeven, wat zeer begrijpelijk is, daar *O. Lamarckiana* een tweejarige plant is, die in het eerste jaar alleen een wortelrozet van bladen vormt en pas in het tweede jaar een opgaanden bloemstengel met bloemen en vruchten voortbrengt. Het is DE VRIES echter gelukt, de plant éénjarig te kweeken en dientengevolge vindt men in het verdere deel van de tabel telkens maar één enkel jaar vermeld. Onder elk jaar of tweetal jaren vindt men dan aangegeven de samenstelling van de generatie, wat het aantal individuën betreft, dat van elk der vormen in de kultuur geteld kon worden.

Naam der soorten	opgave van het aantal individuën, waargenomen in:							
	1886-1887	1888-1889	1890-1891	1895	1896	1897	1898	1899
Lamarckiana . . .	9	15000	10000	14000	8000	1800	3000	1700
oblonga	—	—	—	176	135	29	9	1
lata	—	5	3	73	142	5	—	1
nanella	—	5	3	60	49	9	11	21
rubrinervis . . .	—	—	1	8	20	3	—	—
albida	—	—	—	15	25	11	—	5
scintillans	—	—	—	1	6	1	—	—
gigas	—	—	—	1	—	—	—	—

Tusschen 1891 en 1895 heeft DE VRIES tal van proeven genomen, om zijn planten éénjarig te maken en pas nadat hem dit gelukt was, is hij verder gegaan en heeft in de eerste jaren daarna zulke betrekkelijk groote cijfers gekregen voor de aantallen mutanten.

HUGO DE VRIES heeft een bepaalde voorstelling, dat *Oenothera Lamarckiana* zich vroeger in een *praemutatieperiode* zou hebben bevonden, dat daarin de erfelijke eigenschappen zouden ontstaan zijn, die aanleiding geven tot het optreden der mutaties, maar

dat deze oorspronkelijk niet *actief* zouden zijn geweest, ten gevolge waarvan hun aanwezigheid niet merkbaar zou zijn geworden.

Wij kunnen die theoretische voorstellingen overigens buiten beschouwing laten, om ons bezig te houden met de vraag, of de afwijkende vormen, die DE VRIES bij *Oenothera Lamarckiana* heeft gevonden, inderdaad te beschouwen zijn als mutaties. Er zijn onderzoekers, die hieraan twijfelen en wel op grond hiervan, dat niet bewezen zou zijn, dat *O. Lamarckiana* een homozygoot is. Nu hebben wij vroeger reeds gezien, dat zulk een bewijs niet te leveren is; maar ten slotte loopt de vraag ook eigenlijk niet hierover, maar wel moet uitgemaakt worden, of de door DE VRIES beschreven mutaties toe te schrijven zijn aan bastaardsplitsing, of zij dus eigenlijk niets anders zouden zijn dan combinaties. Tot nu toe is dit bewijs niet geleverd, ook al neemt men aan, dat *Oenothera Lamarckiana* een heterozygoot is, iets waarvoor, zooals wij vroeger reeds zagen, veel te zeggen is.

Maar zelfs al ware bewezen, dat de mutaties, door DE VRIES voor *Oenothera Lamarckiana* beschreven, onder de combinaties gerekend moeten worden, dan zou daarmede het begrip mutatie toch nog niet vallen. Want er zijn in den loop der laatste jaren zoowel bij dieren als bij planten een vrij groot aantal mutanten beschreven, ook door degenen, die met DE VRIES van meening verschillen, waar het betreft de mutanten van *Oenothera*.

Het zou ons veel te ver vòeren, de tot nu toe beschreven mutanten ook maar eenigszins volledig op te noemen; daarom volsta hier de mededeeling, dat o.a. te Svalöv, waar men, zooals vroeger vermeld werd, reeds gedurende tientallen van jaren zuivere lijnen kweekt, nu en dan in zulk een zuivere lijn een geheel nieuwe vorm optreedt, die bij uitzaaiïng constant blijkt te zijn. Ook door BATESON zijn bij *Lathyrus odoratus*, door BAUR bij *Antirrhinum majus* zulke erfelijke afwijkingen in zuivere lijnen aangetroffen; bij laatstgenoemde plant zijn zelfs reeds 40 verschillende mutanten gevonden.

Nu ziet men echter wel eens onderscheid maken tusschen *winst-* en *verliesmutaties*. Zoo zouden volgens DE VRIES de meeste van die mutaties van *Oenothera* opgevat moeten worden als winstmutaties, daar zij zouden berusten op het optreden (resp. actief worden) van nieuwe dragers van erfelijke eigenschappen. Daartegenover zouden dan de verliesmutaties staan, die het

gevolg zouden zijn van het verdwijnen (resp. inactief worden) van een erfelijken factor. Dat dit laatste voorkomt, grondt men dan hierop, dat bij kruising van den mutant met den vorm, waaruit hij ontstaan is, de mutant recessief is. Nu ligt aan die opvatting de vroeger reeds genoemde presence-absence-theorie ten grondslag en bij de discussie wordt dikwijls vergeten, hoe hypothetisch van aard die geheele theorie is. Het komt mij dan ook voor, dat wij voorloopig goed zullen doen, het onderscheid tusschen verlies- en winstmutaties te laten vallen, zoolang men ten minste niet iets meer en iets zekerders weet omtrent de stoffelijke dragers der erfelijke eigenschappen, dan op het oogenblik het geval is.

Het is wel te begrijpen, dat, waar de meeningen omtrent de mutaties nog zoo verdeeld zijn, er tot nu toe uiterst weinig bekend is over de oorzaken van het muteeren. Er is gedacht aan het gevolg van bastaardeering — dus verschillend van de directe bastaardsplitsing, die niets met muteeren te maken heeft —; er is ook gedacht aan de werking van min of meer extreme uitwendige omstandigheden; er is gedacht aan een plotseling sterke uitbreiding van een soort, ten gevolge waarvan kiemen tot ontwikkeling komen, die zich onder normale omstandigheden niet tot een volwassen individu vormen, maar het is beter, dat wij dit zuiver hypothetische terrein verlaten.

Nu en dan worden ook afwijkingen gevonden, die optreden aan enkele spruiten van een plant; deze spruiten behouden dan hun eigenschappen, zoolang zij vegatief worden voortgeplant. Men spreekt in zulk een geval van *knopvariaties* of ook wel van *knopmutaties*.

Tot deze zelfde groep van verschijnselen behooren de afwijkingen, die bij mikro-organismen zijn aangetroffen en die beschreven zijn als mutaties. Als voorbeeld noem ik een bacterie, *Bacillus* (vroeger ook wel *Micrococcus*) *prodigiosus;* dit is een mikrobe, die er in kulturen bloedrood uitziet en die in tijden, waarin men niet wist, dat men hier met een levend wezen te doen had, aanleiding heeft gegeven tot tal van sprookjes, wanneer zij zich toevallig ontwikkelde op brood, rijst, of op andere zetmeelhoudende stoffen.

Wanneer men nu een reinkultuur van *Bacillus prodigiosus* bezit, waarvan men de zekerheid heeft, dat zij uit één enkele cel is ontstaan, dan kan zich toch het geval voordoen, dat er cellen

met afwijkende eigenschappen optreden, in zooverre zij het vermogen missen, de kleurstof te produceeren. Ent men van zulk een plek af, dan kan men een kleurloozen *Bacillus prodigiosus* krijgen en het is tot nu toe niet gelukt, dergelijke kulturen opnieuw tot kleurstofvorming te brengen. Niet altijd gaat het ontstaan van zulke kleurlooze vormen zoo plotseling; er zijn ook gevallen bekend geworden, waar tusschenstadiën, dus lichtrose gekleurde bacteriën optraden, terwijl uit deze pas de kleurlooze cellen zich vormden.

Een andere vorm, ook door Beyerinck beschreven, is een wier, *Chlorella variegata,* dat op soortgelijke wijze in reinkultuur hier en daar vormen doet ontstaan, die het vermogen missen tot het produceeren van chlorophyl en die dit vermogen ook weer niet op de een of andere wijze terug kunnen krijgen. Trouwens, er zijn meer gevallen bij mikroben bekend geworden, die hier onder één algemeen gezichtspunt beschouwd kunnen worden. Zoo wijs ik in dit verband op het verloren gaan van het lichtgevend vermogen bij lichtgevende bacteriën, op het verlies van de virulentie van sommige pathogene bacteriën en op het verdwijnen van het vermogen tot het vormen van sporen, dat men somtijds bij gistcellen kan waarnemen. Of ook men zou kunnen wijzen op afwijkingen, die in kulturen van sommige schimmels zijn opgetreden, b.v. bij *Aspergillus niger,* terwijl deze ongeslachtelijk werd voortgeplant.

Men vat al deze verschijnselen wel eens samen onder den naam mutaties, maar men moet zich dan toch wel duidelijk maken, dat er zeker groote kans bestaat, dat deze verschijnselen en die, welke bij de geslachtelijke voortplanting worden waargenomen, principieel verschillend zijn.

In enkele gevallen heeft men gemeend, dat zulke verschijselen bij mikroben konden opgewekt worden door de inwerking van bepaalde schadelijke uitwendige omstandigheden; ondertusschen is ook hier pas een eerste begin gemaakt met het onderzoek. Dit zal ons in de toekomst trouwens ook wel doen inzien, of het inderdaad goed gezien is, de gevallen bij mikro-organismen onder deze § te behandelen.

OPGAVEN OMTRENT EENIGE LEERBOEKEN, HANDBOEKEN EN VERDERE LITERATUUR.

Om dengeen, die iets meer van plantkunde wil weten, dan in dit leerboek behandeld werd, eenigszins den weg te wijzen, zal ik hieronder eenige leer- en handboeken vermelden, waarin de lezer dan ook verwezen zal worden naar de oorspronkelijke verhandelingen, wanneer het zijn bedoeling is, van een bepaald onderwerp een meer bizondere studie te maken.

Het spreekt wel haast vanzelf, dat het ondoenlijk is, om alle leerboeken of ook maar alle handboeken te noemen. Er moest een keus gedaan worden en daarbij is niet alleen gelet op de waarde van die boeken (onder de niet genoemde zijn er ook nog vele goede aan te geven), maar vooral ook hierop, dat in de opgegeven boeken bepaalde onderwerpen meer uitvoerig behandeld zijn dan in dit leerboek, of dat sommige deelen van de plantkunde op een andere wijze behandeld zijn, dat van een andere opvatting blijkt, dan hier het geval is.

Handleidingen voor praktisch werk zijn niet genoemd, omdat het beter lijkt, dat wie zich zelf wil oefenen op praktisch botanisch gebied, daaromtrent eerst den raad inwint van den een of anderen docent in dit vak. Dat STRASBURGER's Praktikum vermeld is, heeft een andere reden, omdat het te beschouwen is als een handboek der inwendige morphologie.

1. Algemeene hand- en leerboeken.

GASTON BONNIER et LECLERC DU SABLON. Cours de botanique. Paris, Librairie générale de l'enseignement.

H. FITTING, L. JOST, H. SCHENCK und G. KARSTEN. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, begründet 1894 von STRASBURGER, NOLL, SCHENCK und SCHIMPER. 15e umgearbeitete Auflage. Jena, Gustav Fischer, 1921.

A. NATHANSON. Allgemeine Botanik. Leipzig. Quelle und Meyer. 1912.

2. Handboeken over uitwendige en experimenteele morphologie:

K. GOEBEL. Organographie der Pflanzen. 2 Aufl. I. 1913. II. 1915/1918. III. 1922. Jena. G. Fischer.

JOS. VELENOVSKY. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 1905—1913. Prag. Fr. Řiváč.

3. Hand- en leerboeken over inwendige morphologie (zoogen. anatomie):

A. DE BARY. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 1877.

G. HABERLANDT. Physiologische Pflanzenanatomie. 5e Auflage. Leipzig. Wilhelm Engelmann. 1918.

EDWARD CHARLES JEFFREY. The anatomy of woody plants. Chicago. The University of Chicago Press. 1917.

K. LINSBAUER. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin. Gebrüder Borntraeger. 1921 .... (groot handboek, dat nog bezig is te verschijnen.)

E. STRASBURGER. Das Botanische Praktikum. 6e Auflage., bearbeitet von MAX KOERNICKE. Jena. G. Fischer. 1921.

4. Algemeene werken over plantenphysiologie:

L. JOST. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3e Auflage. Jena. G. Fischer. 1913.

W. PFEFFER. Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch des Kraft- und Stoffwechsels. 2e Auflage. I. 1897. II. 1904. Leipzig. Wilhelm Engelmann.

5. Werken over chemie in verband met de planten, inhoudsbestanddeelen, enz.:

H. BECHOLD. Die Kolloide in Biologie und Medizin. 2e Auflage. Dresden und Leipzig. Th. Steinkopff. 1919.

FRIEDR. CZAPEK. Biochemie der Pflanzen. 2e Auflage. Bd 1 1913. Bd 2 1920. Bd 3 1921. Jena. G. Fischer.

RUDOLF HÖBER. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4e Auflage. Leipzig und Berlin. Wilhelm Engelmann. 1914.

H. MOLISCH. Mikrochemie der Pflanze. Jena. G. Fischer. 1913.

MURIEL WHELDALE ONSLOW. Practical Plant Biochemistry. Cambridge. At the University Press. 1920.

6. Werken over bestuiving van bloemen, in het algemeen over de biologie der bloemen:

Paul Knuth. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig. Wilhelm Engelmann. I—III. 1891—1905.

7. Algemeene hand- en leerboeken over erfelijkheidsleer:

Erwin Baur. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 3—4e Auflage. Jena. Berlin. Gebr. Borntraeger. 1919.

W. Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 2e Auflage. Jena. G. Fischer. 1913.

Thomas Hunt Morgan. The physical basis of heredity. Philadelphia and London. J. P. Lippincott Company. 1919.

M. J. Sirks. Handboek der Algemeene Erfelijkheidsleer. 's Gravenhage. Martinus Nijhoff. 1922.

8. Werken over erfelijkheidsleer, meer in het bizonder in verband met de mutatietheorie:

Hugo de Vries. Die Mutationstheorie. I. 1901. II. 1903. Leipzig. Veit & Co.

Hugo de Vries. Species and Varieties; Their Origin by Mutation. Chicago. Open Court Publishing Company. London. Kegan Paul, Trench, Trübner & Co., Ltd. 1905.

Hugo de Vries. Gruppenweise Artbildung. Berlin. Gebrüder Borntraeger. 1913.

ALGEMEEN REGISTER.

REGISTER VAN PLANTENNAMEN.

UITGAVE VAN J. B. WOLTERS — GRONINGEN, DEN HAAG.

Dr. F. J. J. BUYTENDIJK, Leerboek der Algemeene Physiologie, voor studenten in de medicijnen en in de biologie, geïllustreerd *ter perse*

Dr. J. J. TH. DOYER, Tuberculose en erfelijkheid. Proeve van een onderzoek omtrent het familiair en hereditair voorkomen van tuberculose volgens de wetenschappelijk-genealogische methode, met 258 kwartierstaten en stamboomen, in kleuren, gebonden . . . . . . *f* 12,50

Dr. J. H. F. KOHLBRUGGE, Het zieleleven van den misdadiger. Een maatschappelijk vraagstuk, ingenaaid *f* 2,50, gebonden . . - 3,25

Dr. B. J. KOUWER, Kraamverpleging, geïllustreerd met 12 gekleurde en 195 zwarte figuren, gebonden . . 4*e herziene druk* - 6,90

Dr. R. MAGNUS, Practische oefeningen in de Pharmacologie, voor medische studenten, met 14 figuren, gecartonneerd en met wit papier doorschoten . . . . - 2,90

Dr. W. NOLEN, Dr. A. A. HIJMANS VAN DEN BERGH en Dr. J. SIEGENBEEK VAN HEUKELOM, Levensverzekering-geneeskunde. Een leidraad voor artsen en voor studenten in de Geneeskunde. Met illustraties in en buiten den tekst, geb., 3*e druk* - 18,50

M. J. SCHRÖDER, Leerboek der Recepteerkunde, bewerkt door P. VAN DER WIELEN, geïllustreerd, gebonden . . . . 5*e druk* - 12,90

K. DE SNOO, Beknopt leerboek der Verloskunde. Geïllustreerd met 12 gekleurde en 257 zwarte afbeeldingen, met register, gebonden . . . . 3*e herziene druk* - 9,90

Dr. W. STORM VAN LEEUWEN, Grondbeginselen der Algemeene Pharmacologie, voor studenten in de medicijnen en voor artsen, geïllustreerd . . . . *verschijnt voorjaar 1923*

Dr. W. STORM VAN LEEUWEN, Leerboek der Pharmacologie, in het bijzonder rekening houdende met de behoeften van de studenten in de tandheelkunde
Eerste deel, met 49 afbeeldingen *f* 6,20. Tweede deel . . . . . *ter perse*

Dr. W. STORM VAN LEEUWEN, Oorzaken en behandeling van asthma bronchiale, hooikoorts en verwante toestanden, in verband met „overgevoeligheid" tegen proteinen en stoffen van bekende chemische samenstelling, gebonden . . . . *f* 7,90

Dr. W. STORM VAN LEEUWEN, Indrukken van een studiereis naar Amerika. Personen, nieuwe onderzoekingen, medische laboratoria en klinieken, geïllustreerd, ingenaaid *f* 4,50, gebonden . - 5,50

Dr. N. PH. TENDELOO, Grondbeginselen der Algemeene Ziektekunde, voor studenten en artsen, met 247 zw. en 19 gekl. afbeeld., geb. - 32,50

F. TIJDENS, Kraamverpleging en voeding van het kind in het eerste levensjaar. Geillustr. leidraad ten dienste van moeder- en bakercursussen. Uitgegeven door en ten bate van de Prov. Groningsche Vereeniging „Het Groene Kruis", ingen. *f* 2,40, geb., 3*e druk* - 3,60
Voor deelneemsters aan baker- of moedercursussen, ingen. *f* 1,45, gebonden *f* 2,60, aan te vragen bij den schrijver, arts te Uithuizen.

Dr. C. T. VAN VALKENBURG, Algemeene klinische localisatie in het zenuwstelsel. Een handleiding voor artsen en studenten, met 58 afbeeldingen in den tekst, gebonden . . . . - 4,90

Dr. D. DE VRIES REILINGH, Techniek en Kliniek der Bloedsdrukmeting. Een leidraad voor artsen en studenten in de geneeskunst, met figuren, gebonden . . . . - 4,50

Dr. F. A. F. C. WENT, Leerboek der Algemeene Plantkunde, voor studenten in de medicijnen en in de biologie, met 253 afbeeldingen, gebonden . . . . - 18,50

UITGAVEN VAN J. B. WOLTERS — GRONINGEN, DEN HAAG.

